

P. OZENDA

la végétation de la chaîne alpine

dans l'espace montagnard européen



MASSON 

Donat Ajon.

VII. 87

Zürich

la végétation de la chaîne alpine

dans l'espace montagnard européen

CHEZ LE MÊME ÉDITEUR

Du même auteur :

- LES LICHENS. Étude biologique et flore illustrée, par P. OZENDA et G. CLAUZADE. 1970, 802 pages.
- PRÉCIS DE BOTANIQUE. Tome 2. Végétaux supérieurs, par H. GAUSSEN, J.-F. LEROY et P. OZENDA. *Collection de Précis de Sciences Biologiques*. 2^e édition revue et augmentée. 1982, 592 pages.

Autres ouvrages :

- GUIDE DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX DE LA RÉGION PARISIENNE, par M. BOURNERIAS. 3^e édition. 1984, 518 pages.
- PRÉCIS DE BOTANIQUE. Tome 1. Végétaux inférieurs, par H. DES ABBAYES et al. 2^e édition revue et augmentée. 1979, 736 pages.
- BIOLOGIE VÉGÉTALE : PLANTES SUPÉRIEURES, par R. GORENFLOT. *Collection Abrégés de sciences*.
Tome 1. — Appareil végétatif. 1980, 240 pages.
Tome 2. — Appareil reproducteur. 1983, 256 pages.
- ABRÉGÉ D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE, par R. BARBAULT. *Collection Abrégés de sciences*. 1983, 224 pages.
- ABRÉGÉ D'ÉCOLOGIE DE LA VÉGÉTATION TERRESTRE, par M. GODRON. *Collection Abrégés de sciences*. 1984, 200 pages.
- PRÉCIS D'ÉCOLOGIE VÉGÉTALE, par G. LEMÉE. *Collection Biologie-Maîtrises*. 1978, 304 pages.
- STRATÉGIES D'ÉCHANTILLONNAGE EN ÉCOLOGIE, sous la direction de S. FRONTIER. *Collection d'écologie*, n° 17. 1982, 512 pages.
- ANALYSE FRÉQUENTIELLE DE L'ÉCOLOGIE DES ESPÈCES DANS LES COMMUNAUTÉS, par PH. DAGET et M. GODRON. *Collection d'écologie*, n° 18. 1982, 176 pages.
- FONDEMENTS RATIONNELS DE L'AMÉNAGEMENT D'UN TERRITOIRE, par M. LAMOTTE. *Collection écologie appliquée et sciences de l'environnement*, n° 6. 1984, 184 pages.
- ÉCOLOGIE DES RESSOURCES NATURELLES, par F. RAMADE. *Collection écologie appliquée et sciences de l'environnement*, n° 4. 1981, 322 pages.
- LA VALORISATION ÉNERGÉTIQUE DU BOIS ET DE LA BIOMASSE. L'énergie verte, par R. DUMON. *Collection les objectifs scientifiques de demain*, n° 12. 1982, 212 pages.
- VALORISATION CHIMIQUE DU BOIS, par R. DUMON et M. GELUS. *Collection les objectifs scientifiques de demain*, n° 14. 1982, 176 pages.
- CLIMAT ET ENVIRONNEMENT, par G. ESCOURROU. *Collection Géographie*. 1981, 184 pages.

Dans la Collection verte :

- LES ARBRES, par M. BECKER, J.-F. PICARD, J. TIMBAL et coll. 1983, 144 pages.
- LA FORÊT, par M. BECKER, J.-F. PICARD, J. TIMBAL et coll. 1981, 192 pages.
- LA RANDONNÉE SAUVAGE, par S. THOMASSIN. 1983, 196 pages.

Dans la collection Guides géologiques régionaux, publiés sous la direction du Pr. CH. POMEROL :

- ALPES DE SAVOIE — ALPES DU DAUPHINÉ — ALPES MARITIMES, MAURES, ESTEREL — PROVENCE — JURA — MASSIF CENTRAL — PYRÉNÉES OCCIDENTALES, BÉARN, PAYS BASQUE — PYRÉNÉES ORIENTALES, CORBIÈRES — VOSGES, ALSACE.

la végétation de la chaîne alpine

dans l'espace montagnard européen

PAUL OZENDA

*Membre de l'Académie des Sciences,
Professeur à l'Université de Grenoble*

MASSON

Paris New York Barcelone Milan Mexico Sao Paulo

1985

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés,
réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

© *Masson, Paris, 1985*

ISBN : 2-225-80510-5

MASSON S.A.
MASSON PUBLISHING U.S.A. Inc.
MASSON S.A.
MASSON ITALIA EDITORI S.p.A.
MASSON EDITORES
EDITORIA MASSON DO BRASIL Ltda

120, bd Saint-Germain, 75280 Paris Cedex 06
211 East 43rd Street, New York, N.Y. 10017
Balmes 151, Barcelona 8
Via Giovanni Pascoli 55, 20133 Milano
Dakota 383, Colonia Napoles, 03810 Mexico DF
Rua Borges Lagoa 1044, CEP/04038 Sao Paulo S.P.

Table des matières

Avant-propos	VII
I. Le milieu naturel dans la chaîne alpine	1
A — La place des Alpes dans les grands systèmes montagneux d'Europe	1
B — Relief et structure	3
C — Le climat des Alpes	8
D — Les sols des Alpes	28
E — Premier zonage écologique de la chaîne	32
II. La flore de la chaîne alpine et ses origines	34
A — Essai d'évaluation numérique	34
B — La flore ligneuse	36
C — Les aires de répartition	37
D — Les étapes du peuplement : paléobiogéographie de la chaîne alpine	41
E — Les voies de la spéciation	54
F — L'endémisme alpin	59
III. Le manteau forestier, fondement d'une biogéographie de la chaîne alpine	65
A — Sur une définition biologique de la notion d'étage	66
B — La notion de série de végétation	71
C — Correspondance avec les autres systèmes phytogéographiques	75
D — Élaboration d'un tableau des séries et des climax	77
E — La question des forêts de substitution	85
F — Tableau des séries et principes suivis dans leur description	85
IV. Les grandes divisions biogéographiques régionales	90
A — Coupe des Alpes orientales dans leur partie médiane	91
B — La terminaison orientale des Alpes	96
C et D — Les Alpes dites centrales	99
E — Les Alpes nord-occidentales (Savoie, Dauphiné du nord, Val d'Aoste, Alpes turinoises)	101
F — Les Alpes sud-occidentales	103
G — Les Alpes maritimes et ligures	105
H — Les secteurs biogéographiques et leur structure biocénotique	108
V. L'homme et la végétation dans les Alpes	109
A — Le peuplement humain des Alpes	110
B — L'exploitation rurale traditionnelle	113
C — L'homme contre la nature alpine	118
D — Protection et restauration de la végétation des Alpes	124
VI. L'étage collinéen et ses relations avec l'avant-pays	128
A — La marge méditerranéenne	129
B — L'étage supraméditerranéen de type occidental (ou type ibero-provençal)	138
C — L'étage supraméditerranéen de type oriental (ou type illyrique)	153
D — L'étage collinéen de type médioeuropéen	162

VII. L'étage montagnard	167
A — Définition et limites	167
B — Variations régionales et subdivisions	169
C — L'étage montagnard externe : le complexe des hêtraies	170
D — L'étage montagnard interne	183
VIII. L'étage subalpin	197
A — Définition et limites	197
B — Dynamisme et subdivisions	203
C — Les groupements herbacés	208
D — Les fruticées	209
E — Groupements forestiers et séries de végétation	212
IX. Étages alpin et nival	232
A — Limites et subdivisions	232
B — Composition floristique	234
C — Écologie des végétaux de haute altitude	237
D — Biocénétique du complexe supraforestier	243
E — Les groupements pionniers	249
F — Les pelouses calcicoles	256
G — Les pelouses silicicoles	261
H — Les groupements semi-naturels	265
X. Les relations des Alpes avec les chaînes calcaires périphériques : Jura — Apennin — Dinarides	266
A — Préalpes du nord et Jura	266
B — Préalpes du sud et Apennin	269
C — Préalpes sud-orientales et Dinarides	272
D — A la recherche d'une représentation unitaire	274
XI. L'arc hercynien	276
A — Les Mittelgebirge (des Sudètes à la Forêt Noire)	277
B — Le secteur occidental	283
XII. Deux grandes chaînes complexes : Pyrénées et Carpates	293
A — Les Pyrénées	294
B — Les Carpates	306
XIII. Le système alpin généralisé	317
A — Sur la définition d'un modèle alpin	317
B — Unité du système alpin	318
C — Les limites du système alpin	326
D — Sur une subdivision du système alpin en sous-ensembles	330
Bibliographie	332
Index	341

Avant-propos

Ce livre fait suite à de longues années de recherches et de réflexions qui, parties de l'étude des Alpes maritimes, se sont progressivement étendues à l'ensemble de l'arc alpin puis aux chaînes apparentées. J'avais pensé tout d'abord le limiter aux Alpes occidentales, que je connais naturellement beaucoup mieux ; mais c'eût été renier un principe sur lequel ont reposé mes travaux alpins et ceux de mes collaborateurs, à savoir que les grands problèmes que pose l'étude de la chaîne doivent être considérés et traités dans un cadre géographique d'une dimension appropriée à leur ampleur. En outre, pour avoir souvent apprécié combien l'expérience antérieure et les publications d'auteurs des Alpes centrales et orientales avaient contribué à l'avancement de nos propres recherches, il m'a semblé utile de faciliter à mon tour à un plus grand nombre de lecteurs francophones l'accès à une documentation qui est essentiellement en langue allemande ou italienne, et réciproquement d'apporter aux écologistes d'Europe centrale un aperçu de la végétation des Alpes occidentales qui soit à la fois synthétique et replacé dans le cadre de l'arc alpin tout entier.

Cet ouvrage n'est pas un Traité de la végétation des Alpes, mais un essai de présentation personnelle qui, en s'appuyant sur un constant effort dans la recherche de vues unitaires et sur un large appel à l'illustration et à l'expression cartographique, tente de dégager un modèle biogéographique alpin de portée générale et d'en montrer l'application possible, aussi bien d'ailleurs que les limites, dans le cadre encore plus large des montagnes européennes. La place privilégiée donnée aux Alpes n'est en fait que l'occasion d'éprouver, à propos de cette chaîne qui est à la fois la plus complexe et la plus étudiée, la validité de concepts généraux, et cela sous deux angles : montrer ce que l'analyse de la végétation des Alpes peut apporter à la connaissance de celle des autres chaînes, et réciproquement rechercher dans quelle mesure les observations faites dans des montagnes différentes peuvent conduire à remettre en question des idées reçues qui doivent peut-être leur pérennité au simple fait que les Alpes ont été le berceau de la biogéographie.

Un programme de cette ampleur n'était possible, ni même concevable, qu'au prix d'une modification radicale des méthodes traditionnelles, devenues quelque peu routinières, de l'étude de la végétation.

Il fallait d'abord faire un choix dans une documentation d'une énormité d'autant plus inquiétante que ce travail ne s'inspire d'aucune école a priori, ne privilégie aucun système, et par conséquent se devait de ne rien négliger. J'ai tiré parti au maximum de mémoires ou d'ouvrages déjà synthétiques, ce qui dispense de citer à nouveau les références périmées ou très classiques qui s'y trouvent et permet d'étoffer la bibliographie relative aux années les plus récentes. De plus, les redondances étant nombreuses, j'ai dû me résoudre à minimiser les publications mêmes récentes qui ne paraissaient contenir, en dépit d'un nombre parfois imposant de pages et de tableaux, aucun apport vraiment original. Que l'on ne s'étonne pas de ne point trouver par exemple dans ce livre un inventaire exhaustif de tous les groupements végétaux qui ont été décrits dans les Alpes et de leurs inextricables synonymies : une telle

masse de références eût occupé la moitié au moins de l'ouvrage et donné à la plupart des chapitres une dominante descriptive, cela au détriment de développements plus originaux qui devaient demeurer les axes principaux de ce travail.

L'information a été traitée, et les résultats exposés, suivant une démarche d'intégration progressive conforme à l'esprit actuel de l'écologie : ainsi l'étude du milieu incorpore déjà l'introduction de conséquences biologiques, et réciproquement les chapitres suivants apportent des compléments relatifs au milieu ; plutôt que de suivre une logique rigide, l'exposé essaye d'aller du plus simple au plus intégré, par approches successives. On verra donc les sujets les plus importants revenir plusieurs fois, vus sous des angles différents : ainsi une définition bioclimatique et une délimitation provisoire de l'axe intra-alpin, proposées dans le premier chapitre, sont affinées sur des bases plus précisément biologiques dans les chapitres III et IV, et de nouvelles propositions relatives à la caractérisation de cet axe sont déduites de l'étude biocénétique ultérieure, et notamment de la seconde partie du chapitre VII. Et si des bases telles que la nomenclature et la hiérarchie phytosociologique, ou bien la notion de série dynamique, ont été largement utilisées au départ comme cadre de classement des données, l'expression finale cherche à s'affranchir résolument de ce qui n'est souvent aujourd'hui que techniques figées pour tendre vers une méthodologie plus évolutive.

En tête de chaque chapitre, un texte liminaire en définit la problématique essentielle. Certains de ces préambules paraîtront ambitieux. Mais il m'a semblé plus important de chercher à formuler des questions nouvelles que d'ajouter des décimales à des solutions classiques.

Je ne suis pas certain de parvenir, sans d'injustes omissions, à remercier tous ceux qui, à des titres divers, m'ont aidé au cours des longues années de travail qui débouchent sur la réalisation de cet ouvrage. Je rendrai d'abord hommage à la mémoire des Maîtres et des amis disparus : P. Chouard, H. Gams, P. Fukarek, J. Futak, J. Gobert, W. Lüdi, B. Pawlowski, R. Tomaselli, M. Wraber, et surtout H. Gaussen, dont les travaux sur les Pyrénées ont été à l'origine de nos recherches sur les Alpes.

Mais aussi à tous les collègues et amis qui m'ont tenu régulièrement au courant de leurs publications et qui, je l'espère, voudront bien après lecture de ce livre me faire bénéficier une fois encore de leurs observations et de leurs critiques : E. Aichinger (Klagenfurt), M. Barbero (Marseille), A. Baudière (Montpellier), G. Bono (Turin), R. Carbiener (Strasbourg), G. Cadel (Grenoble), N. Donița (Bucarest), G. Dupias (Toulouse), Cl. Favarger (Neuchâtel), F. Fliri (Innsbruck), P. Gensac (Grenoble), M. Guinochet (Paris), H. Hartl (Klagenfurt), F. Kral (Vienne), F. Klötzli (Zürich), A. Lacoste (Paris), E. Landolt (Zürich), W. Lippert (Munich), H. Mayer (Vienne), L. Marinček (Ljubljana), F. Montacchini (Turin), R. Negre (Marseille), R. Neuhäusl (Prague), H. Niklfeld (Vienne), G. Pautou (Grenoble), F. Pedrotti (Camerino), S. Pignatti (Rome), H. Pitschmann (Innsbruck), P. Plesnik (Bratislava), P. Quezel (Marseille), H. Reisigl (Innsbruck), P. Rey (Toulouse), J.L. Richard (Neuchâtel), L. Richard (Grenoble), S. Rivas-Martínez (Madrid), H. Schiechl (Innsbruck), P. Seibert (Munich), R. Stern (Innsbruck), W. Trautmann (Bonn), S. Wegmüller (Berne), G. Wendelberger (Vienne), T. Wojterski (Poznan).

Je voudrais témoigner tout particulièrement ma reconnaissance à deux collègues dont l'aide m'a été exceptionnellement précieuse : H. Walter (Stuttgart), dont les ouvrages et les encouragements ont été déterminants dans ma formation de biogéographe, et H. Wagner (Salzburg), qui depuis vingt ans m'a fait profiter de son expérience de l'ensemble de la chaîne alpine et m'a honoré d'une confiante amitié sans lesquelles je n'aurais peut-être pas osé entreprendre ce livre.

La réalisation matérielle de ce volume doit beaucoup à l'équipe de dessin et de secrétariat de notre laboratoire : Mmes A. Guichard, J. Hivert, M.J. Lucas, Ch. Maquet, M.Cl. Neuburger, A. Tonnel et M. J.P. Guichard, ainsi qu'à Mlle M.C. Fouillet (Service Assistance Secrétariat, Grenoble) et à Mme G. Ousset (Éditions Masson, Paris).

I

Le milieu naturel dans la chaîne alpine

Ce premier chapitre se propose de rappeler, essentiellement à l'aide de figures commentées, les traits principaux du relief, de la structure géologique, du climat et des sols des Alpes, dans la mesure où ils sont directement en relation avec la végétation. L'étude du climat occupe la place principale : elle comprend d'abord le rappel des caractéristiques générales du climat de montagne, puis l'analyse des faits particuliers aux Alpes et qui concernent notamment la différence fondamentale entre les Préalpes et l'axe intra-alpin.

Cette analyse du milieu débouche sur une première distinction de secteurs biogéographiques, qui sont très différents des divisions géographiques classiquement admises pour cette chaîne et constituent des entités écologiques ayant chacune un contenu biologique précis et structuré qui sera précisé dans les chapitres III et IV.

A — La place des Alpes dans les grands systèmes montagneux d'Europe (fig. I.1.)

1) Huit chaînes européennes dépassent ou avoisinent une longueur de 1 000 km : A, les Alpes ; B, les Carpates ; C, l'ensemble Dinarides-Pinde ; D, l'Apennin ; E, la chaîne pyrénéo-cantabrique ; F, la dorsale scandinave ; G, l'Oural ; H, le Caucase. Mais deux d'entre elles seulement dépassent 4.000 m. d'altitude : les Alpes et le Caucase.

2) Les autres montagnes européennes peuvent être regroupées de la manière suivante :

— Des chaînes de type alpin, plus modestes dans leur longueur, mais quelque fois assez élevées : a, la Cordillère bétique ; b, les Sierras centro-ibériques ; c, le Jura ; d, les Rhodopes ; e, le Balkan ; f, la Crimée.



Fig.1-1. Disposition schématique des principaux massifs montagneux d'Europe, avec l'indication de l'altitude de leur point culminant. A à H, les huit chaînes qui dépassent 1 000 km de longueur; a à g, les autres montagnes qui dépassent ou approchent 2 000 m. Détails dans le texte. L'arc hercynien n'est pas figuré. La ligne pointillée représente la limite du système alpin généralisé défini au chapitre XIII.

— Des massifs de type hercynien, non représentés sur la figure : Écosse, nord de l'Angleterre et Pays de Galles, quadrilatère de Bohême et ses annexes, Harz, Forêt Noire, Vosges, Massif Central français.

— Les grandes îles montagneuses de la Méditerranée dont les chaînes représentent, quant à leur structure, un cas particulier : Majorque, Corse (g), Sardaigne, Sicile (h), Crète.

— L'Islande, dans laquelle la végétation ne forme qu'une frange extérieure aux montagnes.

3) Exception faite du Caucase, qui occupe par rapport à l'Europe une position marginale, les Alpes sont à la fois :

.la chaîne la plus puissante en longueur, large, altitude moyenne ;

.la chaîne la plus complexe à tout point de vue : géologie, climat, biogéographie. Les Alpes, ce sont plusieurs mondes biologiques juxtaposés, de l'étage thermoméditerranéen à l'étage nival, et qui sont en relation avec les régions méditerranéennes, atlantiques, adriatiques, médio-européennes, pannoniques.

.et aussi la chaîne la mieux étudiée, et celle qui occupe la position la plus centrale; pour ces deux raisons elle est à même de représenter un modèle pour tout l'ensemble montagnard européen et notamment pour la comparaison des grandes chaînes entre elles. II

ne faut cependant pas oublier qu'il y a plus de 30° de latitude entre le nord et le sud de l'Europe, ce qui entraîne de très grandes différences de climat et de végétation et, même si l'on peut établir des homologues entre les différentes chaînes, de très grandes translations altitudinales des étages de végétation à comparer.

4) Il a semblé plus raisonnable de limiter pour l'instant l'application du modèle alpin aux chaînes qui sont situées à proximité des

Alpes, et plus précisément à celles qui se trouvent à l'intérieur de la zone définie par les tirets de la figure I-1. Cet ensemble, que nous appellerons "plaque alpine" ou "système alpin généralisé", et dont l'individualité sera discutée dans le chapitre XIII, laisse en dehors les montagnes méditerranéennes du sud des trois grandes péninsules et les îles, les montagnes atlantiques de la chaîne scandinave à la chaîne cantabrique, et bien entendu, l'Oural et le Caucase dont l'éloignement rend hasardeux une tentative de comparaison avec les Alpes.

B — Relief et structure

1 — SITUATION ET DÉLIMITATION DES ALPES (fig. I-2)

Les Alpes forment, de Nice à Vienne, un arc de 1 200 km de longueur environ (mesurée suivant son axe) qui s'inscrit sensiblement dans un rectangle de 900 x 500

km. La largeur maximum de la chaîne est de 240 km au centre des Alpes orientales (au niveau du Tyrol et des Dolomites) et sa largeur la plus faible, 140 km environ, se situe dans les Alpes nord-occidentales, dans une région où se trouvent toutefois les plus hauts massifs. La superficie de la chaîne est de 200 000 km² environ.



Fig. I-2. Situation, délimitation et dimensions de la chaîne alpine. Explications dans le texte.

Remarquons que la quasi-totalité des Alpes orientales sont situées au Nord du 46^{ème} parallèle, tandis que la plus grande partie des Alpes occidentales se trouvent au contraire au Sud de cette ligne ; 5° de latitude environ séparent Nice de Vienne. Il en résulte notamment que les limites altitudinales des étages de végétation homologues peuvent présenter une différence de plusieurs centaines de mètres entre les deux extrémités de la chaîne. Toutefois la disposition oblique des isothermes réduites à l'altitude 0 m (voir plus loin, figure I-17) compense partiellement cette différence.

La délimitation des Alpes par rapport aux autres systèmes montagneux ne présente aucune ambiguïté. Vingt kilomètres de plaine du bassin de Vienne séparent le Wienerwald préalpin des Petites Carpates ; à l'autre extrémité de la chaîne l'unité géographique et surtout biologique de l'ensemble des Alpes maritimes et ligures conduit à placer au col de Cadibone (et non pas au col de Tende qui n'est pas une coupure naturelle) le commencement de l'Apennin. A l'Ouest, le cours du Rhône suit fidèlement, à deux écarts locaux près, la limite entre les Préalpes drômoises calcaires et les terrains siliceux de la bordure orientale du Massif Central. Par contre, la coupure que ce même Rhône détermine entre Préalpes de Savoie et Jura du Sud apparaît, faute de différence nette dans la nature des roches, dans le modelé du relief et dans la végétation, comme aussi conventionnelle que celle qui situe au col de Postojna la séparation entre Alpes et Dinarides slovènes ; toutefois ni l'une ni l'autre de ces limites n'ont jamais été vraiment contestées.

La séparation par rapport à l'avant-pays alpin est quelquefois plus délicate, dans les régions où les Préalpes sont frangées de reliefs qui sont davantage que de simples collines et dont on peut discuter l'appartenance à la chaîne alpine. Les deux plus importants de ces ensembles marginaux, dépassant l'un et l'autre 1 000 km² de superficie et 900 m d'altitude, sont la Bucklige

Welt (A, figure I-2) dans le Nord de la Styrie, et le triangle Terres Froides - Chambaran (B) en Dauphiné ; les monts de Reinach (C) au Nord de Lucerne, le plateau bavarois (D) forment également d'importants lobes flanking au Nord le bord préalpin ; les collines des Langhe (E) s'avancent dans la plaine turinoise, en prolongeant vers le Nord-Est l'extrémité des Alpes ligures. Dans toutes ces régions, il s'agit généralement de collines de flysch, de molasse ou de moraines. Ailleurs, ce sont des chaînons calcaires qui forment des avant-postes : le Leitha (F) au Sud de Vienne, le Salève (G) près de Genève, et surtout la constellation de chaînons, dont plusieurs dépassent 1 000 m, qui s'étendent entre les Alpes de Provence et la côte méditerranéenne et dont le plus important est le Lubéron (H). (Par contre, les massifs cristallins de la Provence orientale, Maures, Tanneiron et Estérel, sont à tous points de vue des fragments d'un ancien massif tyrrhénien complètement étranger aux structures alpines).

Nous maintiendrons dans le cadre de cette étude ces reliefs marginaux A à H. Peu importe en effet que leur tectonique ou leur géomorphologie soient ou non de style alpin ; l'essentiel est ici de considérer si la végétation qu'ils portent est ou n'est pas en continuité avec celle des Préalpes.

2 — OROGRAPHIE (fig. I-3)

L'enveloppe des régions supérieures à 1 000 m définit assez bien le contour général de la chaîne. Les parties situées au-dessus de 2 000 m, qui sont figurées ici en noir, correspondent sensiblement à l'ensemble des étages nival, alpin et subalpin supérieur, c'est-à-dire à la végétation supraforestière ; leur disposition matérialise assez nettement la dissymétrie des Alpes occidentales (versant piémontais beaucoup plus raide que le versant français), la relative symétrie Nord-Sud des Alpes orientales et l'abaissement général des altitudes dans la partie Est de celles-ci.



Fig.1-3. Orographie de la chaîne alpine. Explications dans le texte.

L'existence de grandes vallées longitudinales est un trait essentiel du relief de la chaîne alpine : ainsi notamment la Haute-Durance ou Briançonnais (a), le Grésivaudan (b), le Valais (c), le Rhin antérieur (d), le Haut Inn (e), la Salzach et l'Enns (f), la Mur (g), les bassins de Klagenfurt (h) et de Sondrio (j), le Val Venosta ou Vintschgau (k). Une partie de ces vallées sont relativement périphériques et séparent les Préalpes des Alpes internes (b, f, h) ; d'autres se trouvent encaissées dans les masses principales de régions supérieures à 2 000 m (là où se trouvent également presque tous les sommets supérieurs à 3 500 m) et sont de ce fait des pôles de continentalité (a, c, e, k).

Un autre trait important de la géographie physique des Alpes est constitué par l'existence, à la périphérie de la chaîne, des grands lacs dus en partie au surcreusement glaciaire, dont les principaux sont les lacs de Genève (1), de Constance (2), de Chiem (3), Majeur (4), de Lugano (5), de Côme (6), d'Isée (7), et de Garde (8).

Nous n'avons pas fait figurer ici les noms des divisions utilisées dans les descriptions géographiques classiques, et que l'on trouve facilement dans un Atlas. Ces divisions ne correspondent en général pas à des unités structurales, climatiques ou biologiques et le cadre traditionnel qu'elles forment est trop souvent le support d'idées toutes faites.

3 — STRUCTURE GÉOLOGIQUE DE LA CHAÎNE ALPINE (fig. 1-4)

La Géologie distingue, dans la chaîne alpine, de grandes unités dont la définition est basée sur la tectonique. Ce point de vue est naturellement bien différent de celui du biologiste qui s'intéresse essentiellement aux caractères physico-chimiques des roches, et par suite davantage aux types de sols qu'elles portent qu'à leur origine. Par chance, les deux classements coïncident en grande partie, du fait que chaque unité tectonique, ou chaque principale sous-unité, a une prédominance

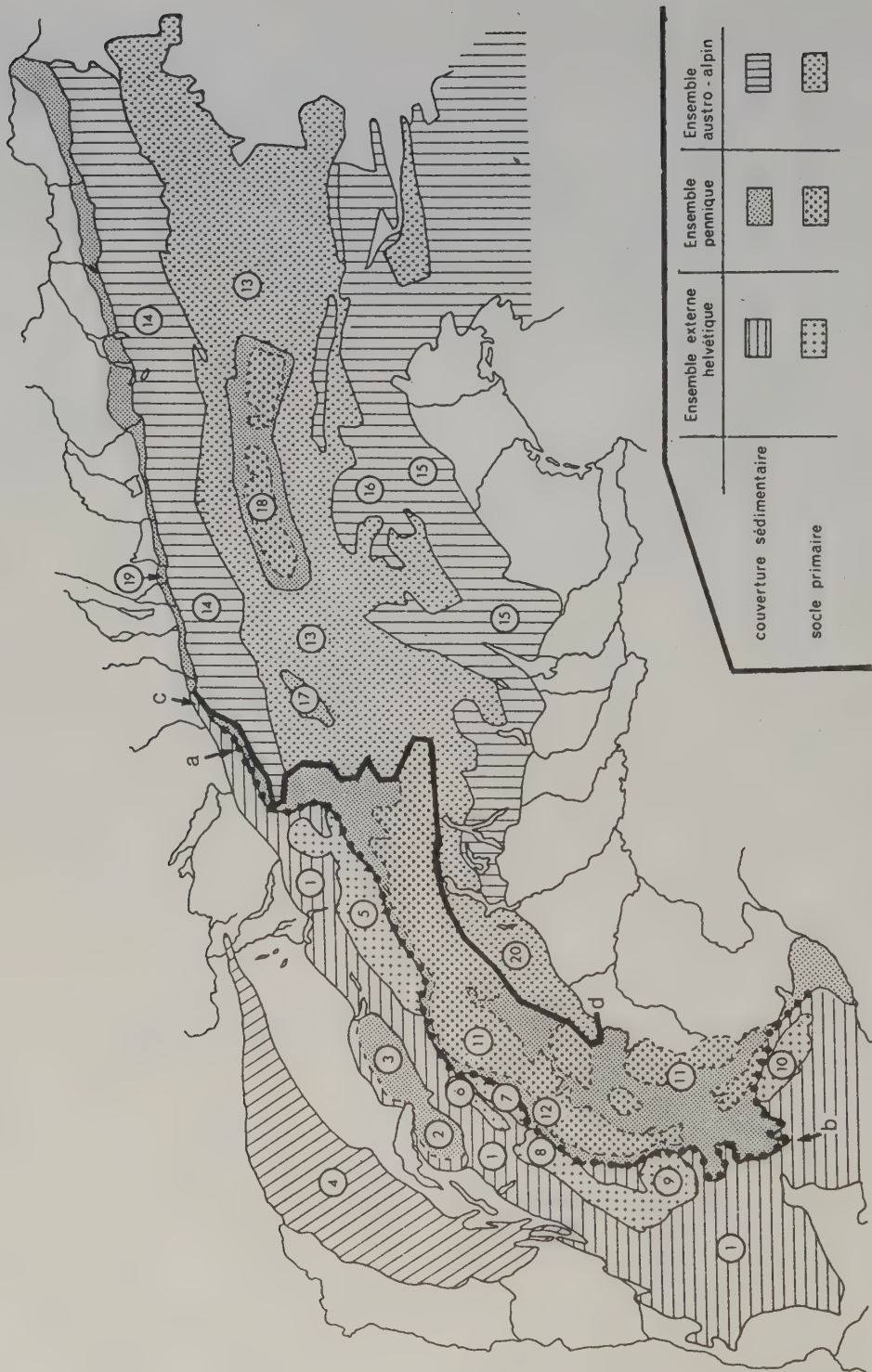


Fig.1-4. Structure géologique simplifiée des Alpes (d'après Debelman et Lemoine). Explications dans le texte.

lithologique nette, certaines étant constituées en très grande partie de calcaire et les autres en très grande partie de matériaux siliceux. Remarquons toutefois que ces notions globales ne sont valables qu'à petite échelle ; qu'en fait une région siliceuse contient toujours des enclaves ou même des massifs entiers de nature calcaire et réciproquement ; qu'il y a aussi de nombreux types intermédiaires de roches dont la valeur écologique sera discutée plus loin : grès, gypse, schistes ardoisiers ou schistes lustrés, roches vertes, gabbros, serpentines.

La structure de la chaîne est très différente dans ses deux moitiés occidentale et orientale, dont la séparation est souvent fixée au niveau du col du St-Gothard mais se situe mieux un peu plus à l'Est, sur une ligne allant approximativement du lac de Constance au lac de Côme. Cette structure peut être schématiquement décrite en considérant la chaîne comme formée de trois ensembles : le premier, dit helvétique, est autochtone et constitue la moitié externe des Alpes occidentales ; le second, dit pennique, est formé de nappes charriées sur le précédent (front de charriage indiqué par un pointillé, a-b sur la figure I-4) et constitue l'essentiel de la moitié interne des Alpes occidentales ; le troisième, dit austro-alpin, est charrié à son tour sur les précédents (ligne de contact c-d) et constitue la presque totalité des Alpes orientales, avec un débordement au Sud-Ouest dans les Préalpes de Lombardie.

Dans les Alpes occidentales, l'ensemble helvétique autochtone est lui-même constitué de deux sous-unités. La plus externe est une couverture sédimentaire presque complètement calcaire (1, figure I-4) qui constitue, de la Suisse à la Provence, les massifs pré-alpins (dits en partie "subalpins" par les géologues) ; seuls deux de ces massifs, le Chablais (2) et les Alpes lémanes (3) sont charriés et proviennent de l'ensemble pennique, mais sont également de nature calcaire ; le Jura (4) est également calcaire, ce qui entraîne une certaine similitude de la végé-

tation entre Jura et Préalpes, bien que l'origine géologique et les faciès des roches soient différents. La plus interne est formée d'une suite de massifs cristallins (granites et gneiss) : Aar et Gothard (5), Aiguilles Rouges (6), Mont-Blanc (7), Belledonne (8), Pelvoux (9), Mercantour (10), appelés massifs centraux.

L'ensemble pennique est beaucoup plus compliqué : il est formé de plusieurs nappes superposées (11) et d'une zone broyée (12) au contact pennique-helvétique : roches siliceuses, calcaires et schistes, séries métamorphiques dites schistes lustrés, grès, s'intriquent d'une manière qui a été très simplifiée sur la figure.

Les Alpes orientales sont relativement plus simples. Le système formé par les ensembles helvétique et pennique disparaît en profondeur sous l'ensemble austro-alpin charrié qui comprend notamment un axe cristallin (13) surmonté d'une couverture sédimentaire, celle-ci dénudée par l'érosion au-dessus de l'axe, mais formant d'une part les Préalpes calcaires du Nord (14) et d'autre part les Préalpes du Sud (15) — et même quelques massifs plus puissants comme les Dolomites (16) — ; la partie la plus méridionale de ces Préalpes du Sud est peut-être autochtone. L'ensemble pennique apparaît à la faveur d'une érosion qui a entamé l'axe cristallin lui-même dans les deux fenêtres de l'Engadine (17) et des Hohe Tauern (18) ; il déborde aussi en avant des Préalpes de Bavière et d'Autriche sous forme d'une étroite zone de flysch (19).

Sur la bordure orientale de la chaîne, le système austro-alpin disparaît à son tour sous les sédiments de la plaine hongroise ; en particulier l'axe cristallin est directement au contact de ces sédiments sans interposition de Préalpes calcaires, de sorte que les Préalpes de Styrie forment un secteur particulier à prédominance siliceuse. Du côté occidental, ce même cristallin forme un lobe (20) qui s'avance vers le Sud-Ouest et rejoint le cristallin pennique, si bien que les Préalpes piémontaises sont elles-mêmes aussi de nature essentiellement siliceuse.

C — Le climat des Alpes

Le climat de la chaîne alpine est la résultante de deux groupes de composantes :

— les caractères généraux du climat de montagne, liés à l'altitude (augmentation de l'insolation, diminution des températures, accroissement des précipitations et de la couverture nivale) ou au modelé topographique (influence de l'exposition).

— les caractères propres aux Alpes, liés à la complexité de la chaîne et notamment à son épaisseur, à sa situation en limite de plusieurs grandes provinces climatiques, aux modifications qu'elle crée elle-même dans les climats généraux de l'Europe centro-méridionale.

Dans tout ce qui suit, on considérera surtout les valeurs climatiques moyennes : annuelles et mensuelles. Nous n'ignorons pas les critiques que l'on adresse souvent à cette utilisation des moyennes, et les tendances actuelles de la climatologie qui font une place de plus en plus grande aux paramètres de dispersion, c'est-à-dire à l'étude des fluctuations d'une année à l'autre. Mais il s'agit ici pour nous de Bioclimatologie : nous devons donc penser en premier lieu aux réactions de la plante et de la biocénose, et remarquer que l'effet de la dispersion inter-annuelle est atténué par une certaine inertie de l'écosystème et par le fait que les végétaux vivaces réalisent une *intégration pluriannuelle* des conditions climatiques. Mais, de plus, nous estimons que *dans une optique biogéographique* les paramètres de situation que sont les moyennes ont beaucoup plus d'importance que les dispersions. Ces dernières obéissent à des lois statistiques générales, prévisibles et sensiblement identiques d'un cas à l'autre (du moins tant que l'on n'en vient pas aux cas extrêmes comme celui des pays arides dans lesquels la distribution des pluies au cours des années consécutives cesse d'obéir à un modèle de Gauss, ce qui n'est jamais le cas dans les Alpes) ; par contre, les moyennes diffèrent d'un écosystème à l'autre et permettent donc de comparer d'une manière simple et efficace ces écosystèmes entre eux. Enfin nous pensons que l'on a un peu trop vite critiqué l'emploi des moyennes avant d'en avoir exploité toutes les possibilités.

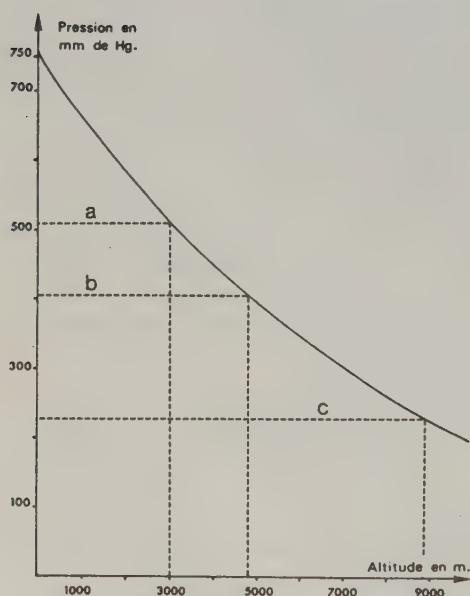


Fig.1-5. Décroissance de la pression atmosphérique en fonction de l'altitude. Trois valeurs, représentées ici en a, b, c, sont aisées à retenir : à 3 000 m, la pression est égale aux deux tiers de la pression au niveau de la mer ; au sommet du Mt-blanc elle tombe à un peu plus de la moitié ; au sommet de l'Everest, au tiers.

1 — LES COMPOSANTES GÉNÉRALES DU CLIMAT DE MONTAGNE

a) L'effet de l'altitude

Nous allons en premier lieu nous placer dans les conditions les plus simples en supposant que nous nous déplaçons à la verticale d'un même lieu, ou bien sur un versant de pente et d'orientation uniformes et situé sur une montagne isolée, de manière à éliminer l'influence de toutes les composantes autres que la variation d'altitude.

1) La diminution de la pression

La pression atmosphérique décroît avec l'altitude suivant une loi exponentielle (figure I-5). En elle-même, cette décroissance n'aurait pas d'effet notable sur les végétaux (à la différence de certains organismes animaux) si ce n'étaient ses conséquences sur le rayonnement et la température.

2) L'augmentation du rayonnement solaire

L'intensité du rayonnement, exprimée généralement en calories reçues par minute par une surface de 1 centimètre carré orientée perpendiculairement aux rayons solaires, augmente évidemment à mesure qu'on s'élève, du fait que ce rayonnement a traversé une épaisseur d'atmosphère plus faible qu'en plaine ; il tend vers une limite supérieure qui est de l'ordre de $2 \text{ cal./cm}^2/\text{mn}$. A toute altitude, ce rayonnement varie évidemment avec la saison (figure I-6) et la nébulosité.

Rappelons, sans pouvoir insister ici, que l'énergie lumineuse et thermique captée par les végétaux n'est pas uniquement liée au rayonnement solaire direct, mais qu'elle résulte d'une distribution très complexe où interviennent, en outre, le rayonnement diffusé, le rayonnement réfléchi (albedo), les cycles échauffement-refroidissement du sol.

La composition spectrale de la lumière se modifie aussi avec l'altitude croissante. En haute montagne, elle est plus riche (ou plus exactement moins appauvrie) en rayons de faible longueur d'onde et notamment en ultra-violet. On a attribué à cette relative richesse en ultra-violets des effets physiologiques et morphogénétiques sur les végétaux ; les travaux à ce sujet sont nombreux mais les résultats divergents et controversés (cf. in Franz, 1979).

3) La diminution des températures

C'est, du point de vue écologique, le fait le plus net et le plus important.

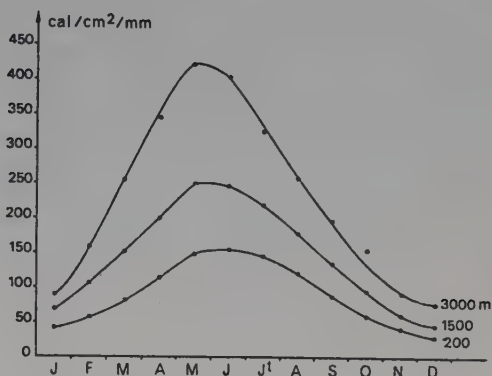


Fig. I-6. Variations annuelles de l'intensité du rayonnement solaire suivant l'altitude (d'après des chiffres de Franz, 1978). La différence est surtout sensible en été, donc pendant la saison végétative.

α) La température de l'air, exprimé par sa moyenne annuelle, décroît régulièrement avec l'altitude, à raison de $0^{\circ}55$ environ pour 100 m d'élévation. Ce gradient de $0^{\circ}55$ est une moyenne, mais il est valable pour les régions les plus diverses :

France : $0^{\circ}57$ (Angot)
 Algérie : $0^{\circ}55$ (Seltzer)
 Suisse : $0^{\circ}57$ (Schröter)
 Pays tempérés en général : $0^{\circ}56$
 (Schimper, moyenne de 24 chiffres)
 Pays tropicaux : $0^{\circ}54$
 (Schimper, moyenne de 14 chiffres).

Il est remarquable que la loi soit pratiquement linéaire, et que la valeur du gradient soit presque une constante universelle. Des mesures fines montreraient une légère variation de ce gradient avec l'altitude, mais le fait est inconstant et de second ordre. De même les variations avec la latitude du lieu sont faibles et irrégulières ; à l'échelle des Alpes qui ne s'étendent que sur quelques degrés de latitude on peut les négliger.

Dans la situation réelle d'un relief irrégulièrement accidenté, les conditions locales de chaque station de mesure introduisent évidemment des distorsions par rapport à la loi théorique, mais les écarts dépassent rarement $\pm 1^{\circ} \text{C}$. (figure I-7).

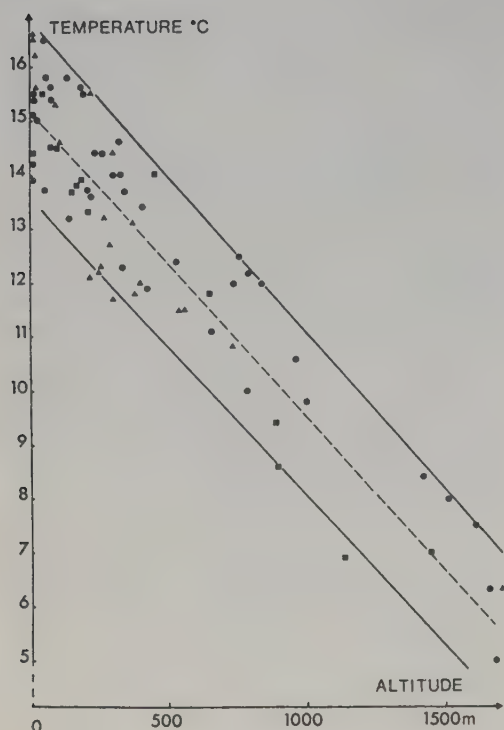


Fig.1-7. Décroissance de la température annuelle en fonction de l'altitude, dans les Alpes sud-occidentales (d'après Aime et Sarrailh). Les points se rapportent à des stations des Alpes maritimes françaises, les triangles à des stations de Ligurie, les carrés à des stations du Var et de Haute-Provence. La valeur moyenne du gradient, représenté ici par la ligne médiane en tirets, est de $0^{\circ}56$ par 100 mètres d'élévation.

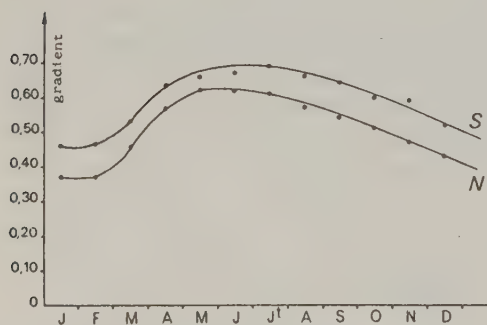


Fig.1-8. Variations saisonnières du gradient altitudinal de température, exprimé par la diminution de la moyenne mensuelle pour 100 m d'élévation (d'après des valeurs citées par Franz, 1978). Le gradient est nettement plus élevé l'été que l'hiver, et légèrement plus élevé en exposition sud (adret) qu'en exposition nord (ubac).

β) La valeur de $0^{\circ}55$ s'applique aux moyennes annuelles ; mais au cours de l'année, cette valeur du gradient varie par contre notablement avec la saison (figure I-8) : elle est beaucoup plus élevée en été ($0^{\circ}70$ environ) qu'en hiver ($0^{\circ}40$ environ). Ceci s'explique en remarquant que lorsqu'on s'élève, l'amplitude annuelle, c'est-à-dire la différence entre la moyenne du mois le plus chaud et celle du mois le plus froid, diminue comme le montre la série suivante (Schröter) :

- 460 m : $19^{\circ}4$
- 880 m : $17^{\circ}1$
- 1 800 m : $14^{\circ}5$
- 2 500 m : $13^{\circ}8$
- 7 700 m : 2°

La différence des saisons, nulle dans l'espace et même dans la stratosphère, est déjà pratiquement nulle à partir de 10 000 m, où la température correspond toute l'année, sauf perturbation accidentelle, à la moyenne annuelle. Comme il n'en va pas de même en plaine ou à basse altitude, il faut bien que le gradient soit plus fort, c'est-à-dire l'échelle des températures en fonction de l'altitude plus resserrée, en été qu'en hiver.

γ) La température du sol peut être sensiblement différente de celle de l'air. Elle subit elle aussi la loi générale de décroissance avec l'altitude, du simple fait que le sol tend à se mettre en équilibre avec un air qui est lui-même de plus en plus froid à mesure qu'on s'élève ; mais cette décroissance est atténuée par l'effet de l'absorption des radiations solaires par le sol, effet qui augmente au contraire en altitude, et aussi par le fait que la température du sol pendant les mois d'hiver, qui est prise en compte dans la moyenne annuelle, est favorisée par la protection due à la neige.

Il en résulte que le gradient pour 100 mètres d'élévation est plus faible pour le sol que pour l'air : $0^{\circ}45$ au lieu de $0^{\circ}55$; et par là-même la moyenne annuelle de la température du sol présente, par rapport à celle de l'air au même lieu, un excédent qui augmente avec l'altitude et qui peut être évalué, à 1 800 mètres par exemple, à 2° à 3° environ (fig. I-9).

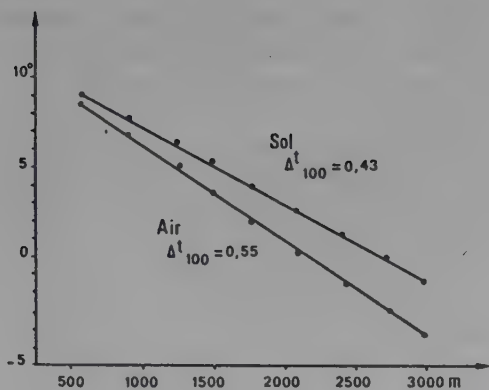


Fig. I-9. Variation comparée, dans l'air et dans le sol (à 1,20 m de profondeur) de la température moyenne annuelle en fonction de l'altitude, dans les Alpes (d'après des chiffres de Maurer, cité par Schimper et Faber).

Si l'on ne considère que cette température moyenne annuelle, elles est à peu près indépendante de la profondeur, comme le montrent les chiffres suivants relatifs à une station d'Engadine, à l'altitude de 1 800 mètres, les observations étant régulièrement effectuées à 13 h 30 (Schröter) :

Température de l'air	1°79
Température du sol à 5 cm	5°12
Température du sol à 30 cm . . .	4°53
Température du sol à 60 cm . . .	4°52
Température du sol à 120 cm . . .	4°92

Ce sont les couches supérieures du sol qui s'échauffent le plus, sous l'effet du soleil, et qui inversement se refroidissent le plus la nuit ; ceci du moins pendant la période estivale car l'hiver, 20 à 30 cm de neige suffisent à empêcher les fluctuations diurnes de la température de l'air de modifier celle du sol. Et en toute saison, celle-ci est à peu près constante au-dessous de 10 cm de profondeur.

4) La variation des précipitations

Il ne s'agit plus cette fois d'une loi linéaire comme pour les températures, ni même régulière comme pour la pression, mais d'une variation plus complexe qui se traduit (du moins pour les Alpes et les montagnes tempérées en général, et sauf situations

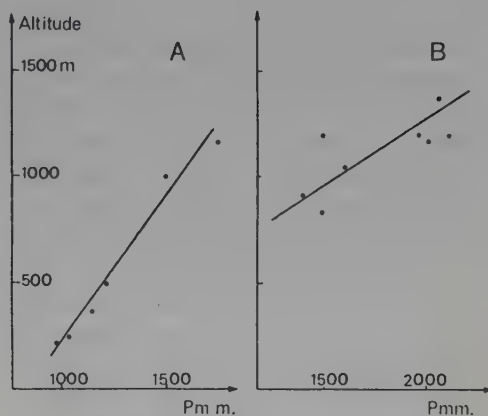


Fig. I-10. Augmentation des précipitations moyennes (P, en mm) annuelles avec l'altitude, pour six stations (A), des Préalpes grenobloises et huit stations (B) des Préalpes tyroliennes.

locales particulières) par une augmentation des précipitations avec l'altitude (figure I-10). Il pleut davantage sur les montagnes que sur leur avant-pays ; cet excédent est parfois appelé "pluies orogéniques". Ainsi les Alpes françaises, qui couvrent 1/15 du territoire français, reçoivent 1/5 de ses précipitations totales.

Mais les exceptions sont nombreuses, dues pour la plupart à des facteurs topographiques : la plus importante est celle qui concerne les vallées intra-alpines dans lesquelles les précipitations sont souvent presque indépendantes de l'altitude (voir plus loin, fig. I-23 et I-25).

5) La couverture nivale

L'altitude croissant, l'augmentation des précipitations et la diminution de la température agissent dans le même sens pour accroître la hauteur des chutes de neige. On appelle coefficient de nivosité la proportion des précipitations annuelles qui tombe sous forme solide. Dans les Alpes du Dauphiné, il est de l'ordre de 20 à 25 % vers 1 000 m, de 50 à 60 % vers 2 000 m, de 80 à 90 % vers 3 000 m, et atteint 100 % vers 3 800 (dès 3 600 dans les Alpes suisses, plus septentrionales).

Cette neige couvre elle aussi le sol pendant une durée qui croît avec l'altitude, et ne permet la végétation que pendant la période déneigée ("Aperzeit" des auteurs allemands). En revanche, elle représente une réserve d'eau mobilisée ensuite au cours de la période végétative, et une protection thermique hivernale pour les plantes. L'importance de la couverture nivale et de ses conséquences biologiques, que nous verrons plus loin, est une différence majeure entre le climat des Alpes et celui des montagnes sèches (comme les montagnes méditerranéennes) ou celui des régions arctiques.

b) Conséquences biogéographiques du gradient climatique altitudinal

1) L'existence des étages de végétation

La variation des facteurs climatiques avec l'altitude détermine une succession verticale de climats qui, dans les Alpes, s'étage des conditions méditerranéennes jusqu'à celles d'un climat alpin analogue à l'arctique. C'est surtout la diminution de la température qui en est responsable.

Or la température est le seul facteur écologique qui varie à la fois en fonction de la latitude et de l'altitude d'une manière simple, univoque et parallèle :

— simple : la variation est pratiquement linéaire en fonction de l'altitude ($0,55^\circ$ pour 100 m d'élévation pour la moyenne annuelle) et en fonction de la latitude ($0,60^\circ$ environ par degré de latitude).

— Univoque : en faisant abstraction des irrégularités locales, la variation se fait toujours dans le sens d'une décroissance régulière vers le haut ou vers le Nord.

— Parallèle : les effets biogéographiques se traduisent par une succession de types de végétation lorsqu'on s'élève en montagne ou lorsqu'on se déplace en plaine du Sud vers le Nord, succession qui se fait dans les deux cas dans le sens d'un remplacement par des types de végétation de plus en plus froids.

A la comparaison longtemps classique entre une succession d'étages altitudinaux et de zones latitudinales, on peut faire deux objections.

La première est qu'il n'est pas évident que les successions mentionnées ci-dessus se matérialisent nécessairement par des étages (en montagne) ou des zones (en plaine) discontinus et bien séparables ; on pourrait penser qu'il doit exister dans les deux cas un "continuum", c'est-à-dire, dans le cas des Alpes et de l'Europe, un passage continu de la végétation méditerranéenne à la végétation nivale. En fait, *les discontinuités existent* et les étages et zones sont un fait d'observation courante. Cette situation tient pour une très grande part au fait que ces divisions sont concrétisées par des climax forestiers et que, le nombre des espèces forestières de l'Europe étant très limité par suite de l'appauvrissement dû aux glaciations, le nombre des climax possibles est lui-même si limité que dans les cas extrêmes il peut n'y avoir qu'une espèce climacique pour représenter localement un étage ou une zone.

La seconde objection est que les conditions écologiques des hautes altitudes et des hautes latitudes ne sont pas comparables : le rythme de la lumière, l'importance de l'enneigement, entre autres. Mais il ne faut pas exagérer ces différences et en venir à nier les analogies ; sinon, comment expliquer les similitudes de flore et de faune, ou la simple existence des espèces arctico-alpines ? Nous verrons dans la suite de cet ouvrage tout le parti que l'on peut continuer à tirer d'une étude comparative de l'étagement et de la zonation, sous réserve de prendre les précautions nécessaires et que nous préciserons en temps voulu.

Les coupures établies dans les Alpes par les anciens auteurs et qui se traduisaient par les notions d'étages des cultures, des feuillus, des résineux, des alpages, des neiges permanentes, reposaient sur des observations physiologiques plus que sur des données biolo-

giques et sont aujourd'hui très dépassées. Il faut rechercher une définition plus rigoureuse. Nous verrons dans le chapitre III comment on peut concevoir maintenant l'étage comme un ensemble d'unités biocénétiques et de conditions écologiques qui leur sont associées, c'est-à-dire que chaque étage devient dans cette méthodologie, que nous développerons, un **ensemble structuré d'écosystèmes**. Pour le moment nous pouvons envisager de relier simplement l'étagement de la végétation à la température moyenne annuelle, en recherchant par exemple à quelle différence de température correspond le passage d'un étage de végétation à un autre. Les étages des Alpes ayant une amplitude moyenne de l'ordre de 700 mètres, la fourchette de température dans laquelle chacun se développe doit être de l'ordre de 4° C ; et lorsqu'un étage est bien caractérisé par une espèce climacique dominante, on peut donc en première approximation penser que cette espèce a elle-même une amplitude écologique de $\pm 2^\circ$ par rapport à son optimum.

Dans ces conditions, la notion d'étage cesse d'être un concept lié à une tranche d'altitude pour se rattacher plutôt à un intervalle de température, ce qui revient à substituer une définition écologique à une définition purement géométrique. Deux étages situés en des régions différentes d'une même chaîne, ou dans deux chaînes différentes, pourront alors être, du moins à titre d'hypothèse de travail, réputés homologues s'ils présentent les mêmes températures et donc contiennent une proportion importante des mêmes espèces ou mieux encore, des mêmes groupements végétaux, et cela bien qu'ils puissent se trouver à des altitudes différentes. En effet si l'étage ainsi *défini biologiquement* est repéré par référence à l'échelle de température moyenne annuelle et non plus par rapport à l'altitude, il doit évidemment subir une translation verticale lorsque l'échelle des températures subit elle-même cette translation, et notamment lorsqu'on considère des chaînes

ou des parties de chaînes situées sous des latitudes très différentes. Nous avons montré précédemment (Ozenda, 1954) que, dans les conditions de l'Europe centrale tout au moins, un déplacement d'un kilomètre vers le Nord correspond à une chute de température très sensiblement égale à une élévation d'altitude d'un mètre ; c'est-à-dire qu'une différence de 1° de latitude (111 km) a, sur la température moyenne annuelle, sensiblement le même effet qu'une différence d'altitude de 111 m. C'est ce qui fait par exemple qu'une même limite d'étage, représentée par la limite supérieure des Hêtraies, se trouve à 1 200 m dans les Vosges, 1 400 dans le Jura du Sud, 1 500 en Dauphiné, 1 800 en Corse et dans l'Apennin central, 2 000 en Calabre (chiffres moyens arrondis bien entendu), c'est-à-dire que la position altitudinale de cette limite est sensiblement une fonction linéaire de la latitude (figure I-11).

La longue chaîne de l'Oural, qui s'étire sur 2 000 km suivant une direction Nord-Sud, représente un cas particulier favorable pour évaluer le déplacement vertical des étages de végétation en fonction de la latitude. Dans la partie comprise entre 59° N et 69° N, la limite supérieure de l'Épicéa et celle des Bouleaux sur le versant ouest, celle des Mélèzes sur le versant est, varie très uniformément de 90 à 100 mètres par degré de latitude (Gorchakovsky, 1966).

Si A1 et A2 sont les altitudes moyennes auxquelles s'observe un même étage de végétation dans deux massifs à étagement comparable mais situés sous deux latitudes différentes L1 et L2, on peut admettre la relation empirique $A2 = A1 + 110 (L1 - L2)$, A étant exprimé en mètres et L en degrés sexagésimaux de latitude. Cette relation n'est qu'approchée et doit être utilisée avec prudence car les isothermes ne suivent pas régulièrement des parallèles. Elle ne doit être employée qu'entre 30° et 60° de latitude Nord, et sous certaines réserves lorsqu'il s'agit de massifs de longitude très différente. En outre l'effet de l'exposition peut dans les cas extrêmes entraîner des corrections de 200 à 300 m : on sait qu'il peut arriver que dans une même vallée l'adret et l'ubac soit occupés par deux étages de végétation différents. Malgré tout, nous verrons que cette loi empirique s'applique dans la plupart des comparaisons qui seront faites dans la suite de ce livre.

Fig. I-11. Variation d'une limite altitudinale de végétation (ici la limite supérieure des Hêtraies) en fonction de l'altitude. Loi pratiquement linéaire; gradient de 100 m environ par degré de latitude (d'après Ozenda, 1975, complété).

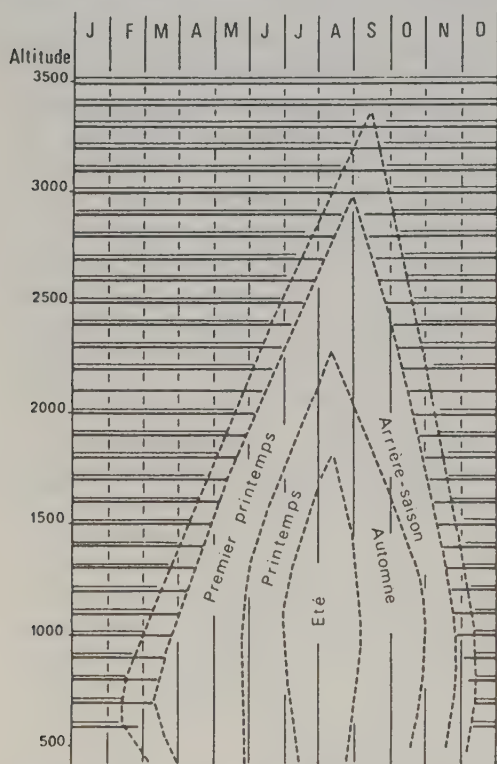
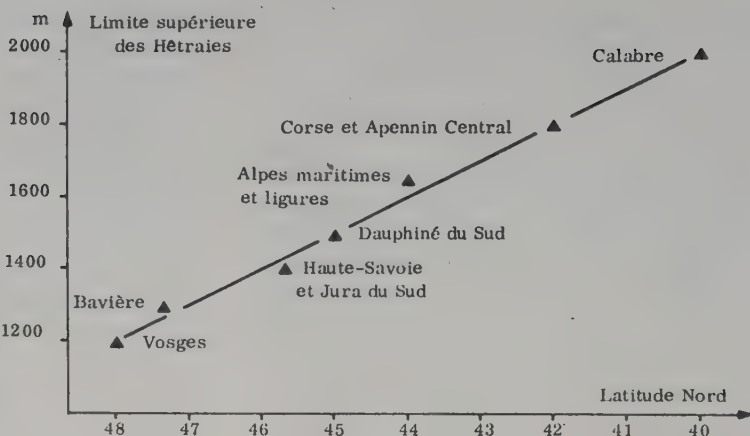


Fig. I-12. Diagramme phénologique des saisons en fonction de l'altitude. Les traits horizontaux épais représentent la période enneigée en versant nord (ubac) et les traits horizontaux minces la période enneigée en exposition sud (adret), d'après des observations de Kerner dans la vallée moyenne de l'Inn (in Schröter). Au centre de la figure, la comparaison approximative avec les saisons de la plaine (adapté, d'après Gams). Le raccourcissement de la période végétative au-dessous de 500 m est dû à l'inversion de température pendant l'hiver dans le fond des vallées.

2) La phénologie de la végétation alpine

On peut définir la phénologie comme l'ensemble des observations qui se rapportent au déroulement du cycle saisonnier de phénomènes biologiques sous l'effet du rythme annuel des facteurs écologiques.

Ici encore, la température joue le rôle prédominant, et l'effet de la latitude et de l'altitude se manifestent d'une façon parallèle. Les cartes phénologiques qui donnent par exemple la date moyenne de floraison ou de fructification d'une espèce et le déroulement progressif de ce phénomène du Sud au Nord dans les plaines européennes sont bien connues. Il en va de même en montagne : la floraison de la Soldanelle dans la neige fondante marque le début de la période végétative, celle des Narcisses l'arrivée du vrai printemps, celle du Colchique le premier automne. Le printemps sera d'autant plus tardif, l'automne d'autant plus précoce, que l'on se trouve à une altitude plus grande. Au-dessus d'un certain niveau, la culture du Seigle par exemple devient impossible pour sa maturation : il n'y a plus d'été pour la végétation à partir de cette altitude.

Ainsi la période végétative est d'autant plus brève (et d'autant moins chaude à son apogée) que l'altitude est plus élevée. Concrètement ce raccourcissement va de pair, dans une chaîne humide comme les Alpes, avec

l'augmentation de la durée de la couverture nivale (figure I-12) ; si bien que l'existence de certains groupements des étages alpin ou subalpin est conditionnée, avec une précision de l'ordre du mois, par la longueur de la période déneigée (voir chapitre IX, figure IX-12).

Remarquons que le diagramme "en oignon" qui représente sur la figure I-12 la période végétative n'est pas symétrique ; la remontée du printemps en altitude est un phénomène plus progressif que la descente de l'automne. D'après des observations dans les Alpes suisses, Schröter cite les intervalles de temps suivants par tranche d'altitude de 100 mètres (ces valeurs sont évidemment des moyennes, et en chiffres arrondis) :

- déneigement printanier : 7,6 jours
- enneigement automnal : 3,8 jours
- raccourcissement de la période déneigée (Aperszeit) : 11,5 jours
- verdissement du Hêtre au printemps : 4,1 jours
- rougissement du Hêtre à l'automne : 3,3 jours

Des observations similaires ou portant sur d'autres espèces, effectuées dans les Vosges (Issler) ou dans le Dauphiné (fig. I-13) donnent des valeurs du même ordre.

L'augmentation avec l'altitude de la durée des périodes de gel (ou du risque de gel à une époque donnée) est une autre expression des mêmes phénomènes (figure I-14). Ces perturbations thermiques accidentelles interviennent comme facteur de répartition dans la mesure où elles sont capables, en dépit d'une action de faible durée, d'effectuer une sélection des espèces.

C'est le cas des gelées qui se produisent pendant la période végétative : bien des espèces s'accommoderaient d'une moyenne annuelle médiocre, ou d'un long froid hivernal, mais sont par contre éliminées par les irrégularités de la température estivale. On admet dans les Alpes de Sântis, vers l'altitude de

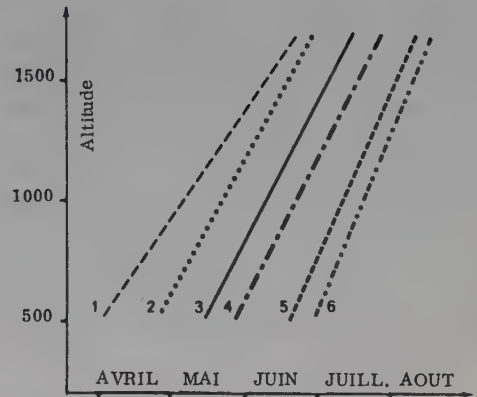


Fig. I-13. Phénologie des différents stades de développement de *Dactylis glomerata* dans les Alpes dauphinoises (d'après Fleury, 1983). 1, début de la montaison; 2, épis à 10 cm; 3, épiaison; 4, mi-floraison; 5, mi-fructification; 6, mi-dissémination. Moyenne de quatre années. Remarquer non seulement le retard, mais le raccourcissement de la période végétative avec l'altitude.

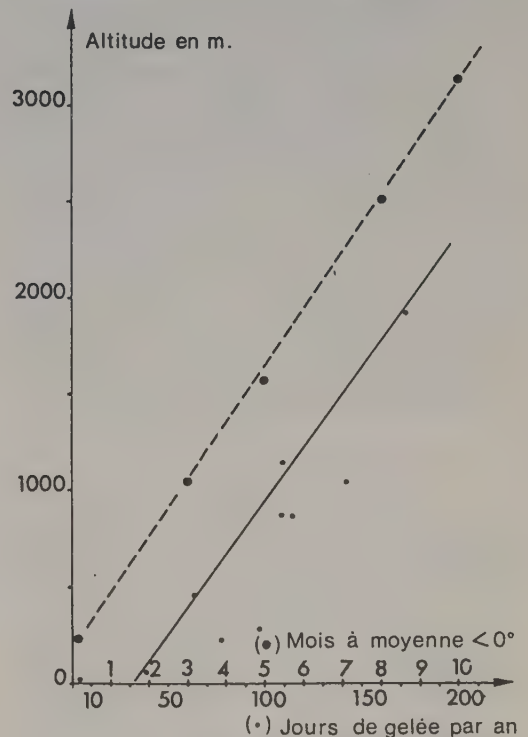


Fig. I-14. Variation du risque de gel avec l'altitude dans les Alpes nord-occidentales. A, nombre de mois dont la moyenne de température est inférieure à 0°C; B, nombre moyen de jours de gelée par an (d'après des données de Veyret, 1972 et 1979).

2 500 m l'existence de 10 jours de gelée en moyenne pour la période juillet-août. Il est bien connu aussi que les gels printaniers ont une grande influence sur la répartition géographique ou la distribution altitudinale de certaines espèces, qu'ils jouent un rôle dans l'exclusion du Hêtre des vallées continentales, et qu'il arrive que les arbres s'élèvent localement plus haut en ubac (exposition Nord) que sur les adrets (exposition Sud) où la fonte plus précoce de la neige les livre aux rigueurs des gels tardifs.

A l'inverse, on peut observer en plein hiver, à la suite d'une période anormalement chaude, un réveil temporaire de la végétation et la floraison de quelques espèces, mais ce dernier fait est sans grande portée biogéographique.

c) L'effet du modelé topographique

Nous n'avons considéré jusqu'ici que le cas d'une montagne théorique, isolée d'autres reliefs, et offrant une pente uniforme. Replaçons-nous maintenant dans le cadre réel, c'est-à-dire dans le cas d'une montagne de forme quelconque, et faisant partie d'un système (chaîne ou massif complexe). Le gradient de température est alors perturbé, modulé en quelque sorte par l'action de toutes les causes autres que l'altitude, et dont nous allons examiner les plus importantes.

1) L'exposition

L'effet de l'exposition sur la végétation est un des faits d'observation les plus courants, et dans toutes les régions de montagne des termes locaux désignent le versant au soleil et le versant à l'ombre : soulane et ombrée (Pyrénées), adret et ubac (Alpes sud-occidentales) ; endroit et envers (Alpes nord-occidentales) ; indritto et inverso, ou adritto et opaco (Alpes italiennes) ; Sonnenhalb et Schattenhalb (Alpes orientales). Dans la suite de cet ouvrage, nous emploierons les mots adret et ubac.

La relation entre l'exposition et la température a été étudiée de différentes manières, tant en plaine qu'en montagne : par exemple en disposant des thermomètres sur les diverses faces d'un tronc d'arbre bien régulier (Krenn, cité par Walter), ou en prenant la température du sol dans des parcelles voisines mais diversement orientées (Kerner, cité par Schröter). Si l'on représente les résultats en coordonnées polaires, le rayon étant proportionnel à la température, on obtient une courbe excentrée, rappelant généralement une forme de cardioïde avec un méplat ou une dépression du côté nord (figure I-15) ; les différences entre les valeurs extrêmes (côté nord et côté sud-ouest par exemple) sont de l'ordre de trois à quatre degrés. La courbe donnant la quantité de chaleur reçue au cours d'une même journée en fonction de l'exposition a une forme analogue.

Le contraste entre versants d'adret et d'ubac peut être aussi apprécié quantitativement par la limite inférieure de la neige, qui montre une *différence d'altitude* dont les valeurs extrêmes seraient en Suisse (Schröter) 150 et 600 m. : Suisse orientale 200, Alpes Bernoises 170, Bernina 200 à 300, Alpes Pennines 500. La limite supérieure de la forêt montre des différences du même ordre, mais un peu plus faibles semble-t-il : 100 à 200 m. Les chiffres sont sensiblement différents d'ailleurs suivant que l'on considère la limite supérieure des arbres isolés ou la limite supérieure des forêts elles-mêmes (fig. I-15B et VIII-8).

L'effet de l'exposition se marque aussi dans la distribution des précipitations ; la plupart des montagnes, sinon toutes, sont nettement dissymétriques sous ce rapport. Rappelons d'abord quelques faits évidents : l'opposition entre le versant français, très arrosé, des Pyrénées et leur versant espagnol, plus sec et même localement semi-aride ; ou encore la différence, qui va du simple au double, entre les pluies du versant alsacien et du versant lorrain des Vosges. A l'échelle

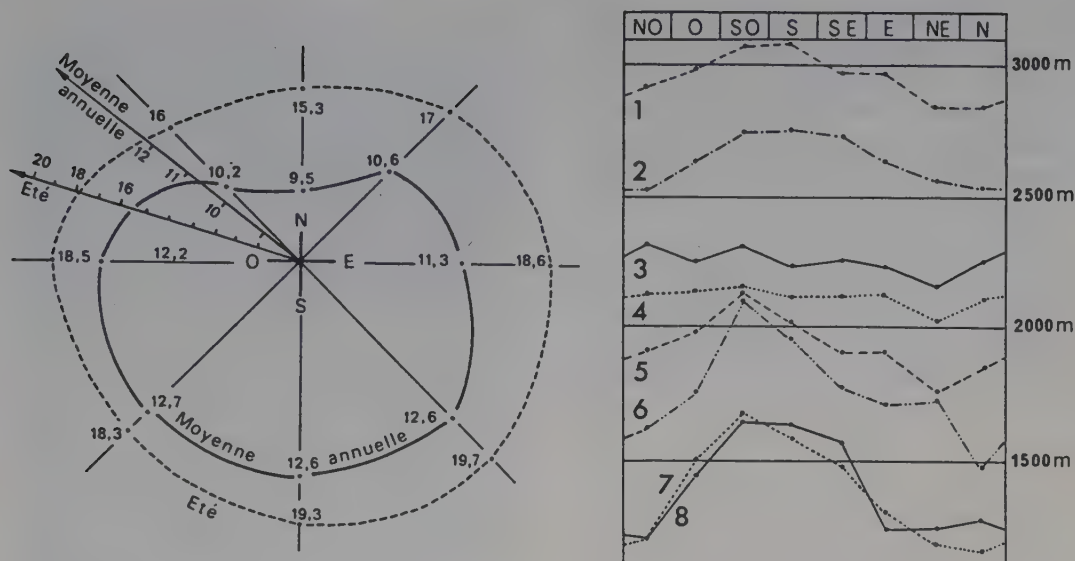


Fig.1-15. L'influence de l'exposition. A gauche, variation de la température du sol en fonction de l'exposition. La courbe intérieure est relative à la moyenne annuelle, la courbe extérieure à l'été; les températures ont été portées en coordonnées polaires en partant de 8°C à l'origine et avec une échelle double pour la courbe des moyennes annuelles (Ozenda, 1954, dressé d'après les chiffres de Kerner, pour une station ayant une température moyenne annuelle de 11,5°C). A droite, variation de quelques limites altitudinales en fonction de l'exposition, dans le Massif de l'Ortler, Tyrol du Sud (d'après Fritsch, in Schröter). 1, limite inférieure climacique des neiges permanentes; 2, limite inférieure des névés isolés; 3 à 8, limites supérieures: 3, des arbres isolés, 4, des forêts, 5, des huttes de bergers, 6, des prairies fumées, 7, des habitations permanentes, 8, de la culture des céréales.

de l'ensemble de l'arc alpin, les faits sont plus complexes et seront étudiés plus loin dans la suite de ce chapitre ; mais à l'échelle des massifs alpins isolés la dissymétrie est souvent nette, comme dans la Chartreuse :

Versant nord-occidental, orienté vers les pluies atlantiques :

- St Laurent du Pont (410 m) : 1 700 mm
- St Pierre d'Entremont (650 m) : 1740 mm
- St Pierre de Chartreuse (950 m) : 2 010 mm

Versant sud-oriental :

- Corenc (450 m) : 1 200 mm
- St Hilaire du Touvet (1 150 m) : 1 680 mm

D'une manière générale, les massifs préalpins jouent un rôle d'écran vis-à-vis des

massifs plus internes et déterminent ainsi pour l'essentiel la sécheresse relative de l'axe intra-alpin.

2) Le modelé des pentes

Son effet se marque notamment par des perturbations diverses de la distribution des températures ; je ne rappellerai ici que les modifications qui sont d'assez grande amplitude pour présenter un intérêt géographique, à l'exclusion des accidents secondaires dus au microrelief.

La principale de ces perturbations est l'inversion de température dans le fond des vallées. Elle est due à la fois au fait que le soleil n'atteint pas ce fond pendant l'hiver,

et que des masses d'air froid s'y accumulent par convection. Cette inversion du gradient altitudinal de température peut atteindre momentanément des valeurs exceptionnelles : jusqu'à 2°C de réchauffement par 100 mètres d'élévation.

C'est la raison pour laquelle dans les vallées encaissées les villages anciens et les cultures sont souvent situés à mi-pente en adret, tandis que les hameaux commerciaux sont seuls dans le fond de la vallée, au bord de la route.

En relief karstique, l'inversion de température donne lieu à l'existence de "creux à gel" comme ceux qui abritent, dans le Haut-Jura, des enclaves subalpines en forêt montagnarde (Aubert et Luquet), et s'exagère dans les dépressions les plus encaissées, donnant même lieu à des inversions d'étages de végétation.

La doline de Gstettneralm, près de Lunz-am-See (Basse-Autriche) semble être le pôle de froid de l'Europe centrale, avec un minimum absolu de $-52^{\circ}6$ (figure I-16). La moyenne des minimums, qui est de -17° sur les crêtes qui la bordent, tombe à -44° au fond, 100 m. seulement plus bas, à 1.270 m. De 1932 à 1941, on a enregistré 8 fois des températures inférieures à -50° . Le fond est occupé par un étang et des pelouses sans arbres. Autour, à mi-pente, un niveau d'Épicéas rabougris passe ensuite à la forêt sur les crêtes (Mohr, 1961).

De telles enclaves subalpines en moyenne montagne, à sol restant souvent gelé pendant l'été, déterminées par des inversions de température dues à la topographie, ont été décrites en différents points de la chaîne : en Dauphiné (Cirque de Saint-Même, dans la Chartreuse), dans le Trentin (Buche di ghiaccio di Appiano, Pedrotti, 1980), les Karawanken (Aichinger, 1932), et même dans le Jura (creux de Van).



Fig. I-16. Effet de l'inversion de température sur la végétation dans la doline de Gstettneralm, en Autriche. Diminution de la taille des Épicéas en approchant du fond de la doline, qui est lui-même dépourvu d'arbres et forme une enclave pseudo-alpine (d'après Mohr).

3) Les microclimats

Dans la mesure où des accidents de reliefs mineurs, allant de l'humidité d'un vallon jusqu'à l'ombre d'un simple rocher, représentent un abri pour les êtres vivants, ils créent autant de microclimats dont l'effet correcteur est d'autant plus important que les conditions ambiantes, liées au climat régional ou local, sont plus rudes. Cette intervention des microclimats est décisive dans les cas extrêmes où un facteur est limitant, que ce soit le froid (hautes altitudes) ou la sécheresse (régions arides). C'est pour cela que les microclimats ont un rôle majeur dans l'extrême rudesse de l'étage alpin et que le tapis végétal de cet étage est une mosaïque aussi diversifiée (chapitre IX).

2 — LES FAITS BIOCLIMATIQUES PROPRES A LA CHAÎNE ALPINE

L'arc alpin pénètre par l'une de ses extrémités dans la *région méditerranéenne*, tandis que l'autre confine au *domaine panonique* ; il a une longue façade tournée vers l'*Adriatique* et une façade encore plus longue (plus de 1.000 km, ce qui implique de grandes différences d'un secteur à l'autre) soumise aux *influences atlantiques* ; enfin les parties internes de la chaîne forment un *axe continental* très différent des massifs périphériques. Il faudrait donc distinguer d'emblée au moins cinq divisions climatiques, et ce n'est encore qu'une vue très grossière ; ainsi l'axe intra-alpin, drainé par les bassins supérieurs et les affluents du Danube, du Rhin, du Rhône, du Pô et de l'Adige qui sont autant de voies de pénétrations de climats différents, ne présente

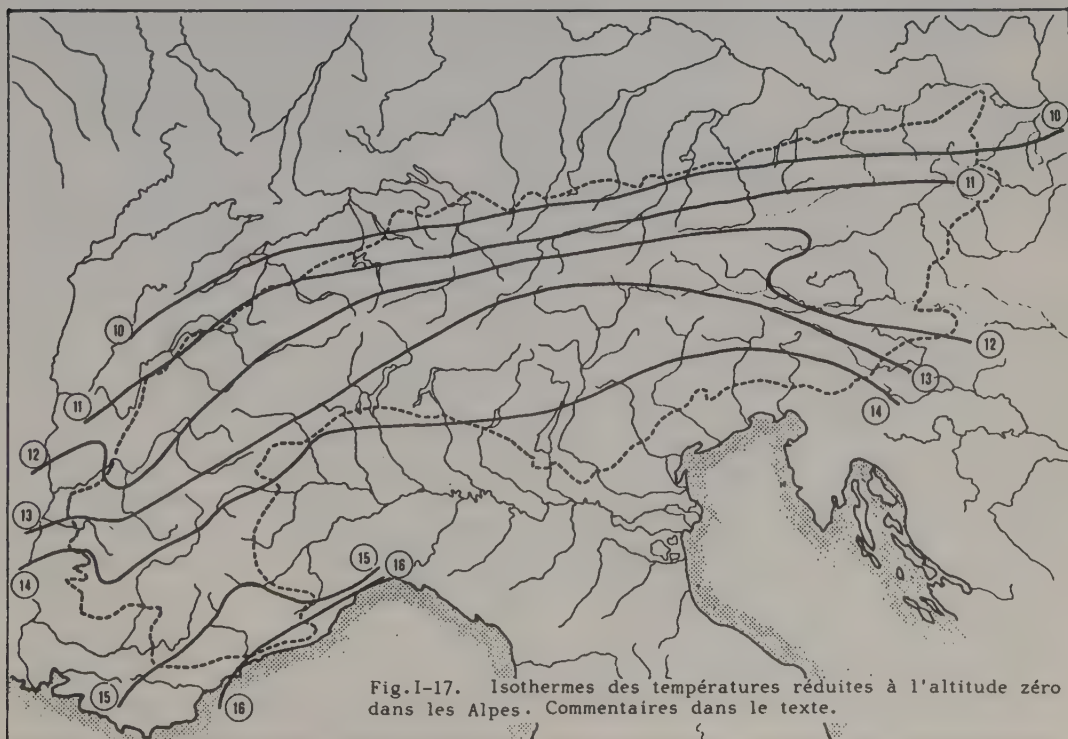
une unité que dans la mesure où on l'oppose à la couronne de massifs préalpins.

a) Les températures

Une carte des températures réelles dans la chaîne ne présenterait pas un grand intérêt, car elle se confondrait à première vue avec la carte des courbes de niveau et les faits intéressants se trouveraient précisément brouillés par le détail du relief. Il est plus important de chercher à comprendre de quelle manière l'existence de la chaîne alpine modifie le climat thermique du territoire qu'elle recouvre et celui des régions péri-alpines.

1) Les isothermes réduits

Il est évidemment difficile de concevoir ce que serait la distribution spatiale des températures du Sud de l'Europe centrale en l'absence des Alpes, et on peut même se demander si la question a un sens. Il paraît cependant instructif de dresser une carte



Alpes externes						Zone intra-alpine				
Localités		Altitude (en m)	Température réelle	Température réduite à 0 m	Moyenne des stations	Localités	Altitude (en m)	Température réelle	Température réduite à 0 m	Moyenne des stations
I	La Mure	882	6,1	11	11,15	Barcelonnette	1 134	7,3	13,5	13,3
	Lente	1 080	4,3	11,3		Briançon	1 300	6,7	13,9	
						Aiguilles	1 460	4,5	12,5	
II	Berne	572	8,1	11,2	10,9	Sion	550	9,8	12,8	12,3
	St-Gall	680	6,9	10,6		Serre	550	9,3	12,5	
						Coire (Chur)	633	8,2	11,7	
III	Lunz	615	6,4	9,8	9,8	Heiligenblut	1 404	4,7	12,4	12,9
	Zell am See	754	5,7	9,8		Obergurgl	1 927	2,8	13,4	

Fig. I-18. Excédent des températures moyennes annuelles dans la zone intra-alpine par rapport aux Préalpes. Le tableau compare la situation à l'intérieur de trois groupes de localités situées dans chaque cas sous latitude comparable, dans les Alpes dauphinoises (I), les Alpes bernoises (II) et le nord de l'Autriche (III).

théorique des "isothermes réduits à l'altitude zéro". Si t est la moyenne annuelle (en degrés centigrades) d'une station d'altitude h (en mètres), la température moyenne réduite est $t_0 = t + 0,55 h/100$.

Les isothermes réduits, qui à travers de très grandes plaines à l'échelle continentale forment une famille de lignes est-ouest, sont au contraire, à l'emplacement des Alpes, des lignes obliques par rapport aux parallèles géographiques : ils suivent sensiblement la direction de la chaîne dans les Alpes orientales et centrales (fig. I-17) et la même inclinaison générale s'observe à travers les Alpes occidentales. Une conséquence biologique est le fait que les différences des limites altitudinales d'étage de végétation entre les diverses parties de la chaîne sont un peu plus faibles que ce que l'on pourrait attendre d'après les différences de latitude.

2) L'avantage thermique des Alpes internes

A altitude et latitude égales, les localités de la région intra-alpine ont une température supérieure de 1° à 2° environ à celle des localités des Préalpes externes (fig. I-18). Cette différence est confirmée par les travaux récents et très détaillés de Fliri sur le climat du Tyrol (voir chapitre VII).

Corrélativement, on observe dans les Alpes internes une remontée de 200 à 300 mètres des limites d'étage, par exemple en comparant des limites homologues dans les régions de Grenoble et de Briançon (Cadel et Gilot, 1963).

Nous n'aborderons pas ici les explications qui ont été proposées de cette différence (effet de masse, luminosité, remontée de la limite des neiges permanentes).

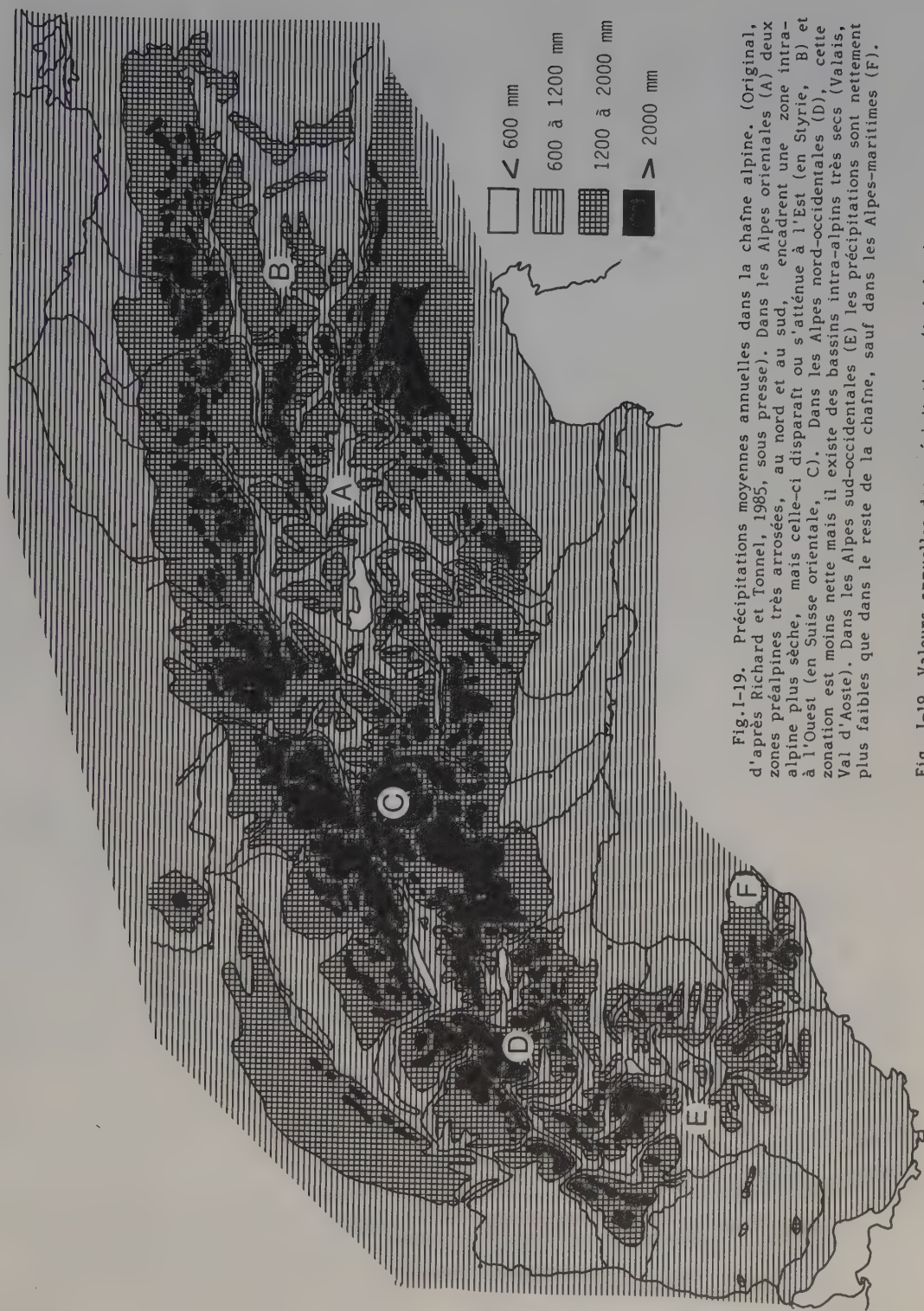


Fig. 1-19. Précipitations moyennes annuelles dans la chaîne alpine. (Original, d'après Richard et Tonnell, 1985, sous presse). Dans les Alpes orientales (A) deux zones préalpines très arrosées, au nord et au sud, encadrent une zone intra-alpine plus sèche, mais celle-ci disparaît ou s'atténue à l'Est (en Styrie, B) et à l'Ouest (en Suisse orientale, C). Dans les Alpes nord-occidentales (D), cette zonation est moins nette mais il existe des bassins intra-alpins très secs (Valais, Val d'Aoste). Dans les Alpes sud-occidentales (E) les précipitations sont nettement plus faibles que dans le reste de la chaîne, sauf dans les Alpes-maritimes (F).

Fig. 1-19. Valeurs annuelles des précipitations (isohyètes) dans la chaîne alpine (original, d'après Richard et Tonnell, non publié).

3) L'effet d'espalier

La disposition générale est-ouest de la chaîne alpine lui permet de jouer le rôle d'un immense écran protecteur vis-à-vis du Nord, de sorte que les régions situées sur son versant sud ou au pied de celui-ci bénéficient d'un climat relativement plus chaud. On voit d'ailleurs nettement sur la figure I-17 que les isothermes y sont moins serrés que sur le flanc nord de la chaîne.

Sur le littoral des Alpes maritimes, où les Alpes bordent la côte de reliefs brutaux, une enclave thermoméditerranéenne dépasse de 200 km la limite nord de l'aire principale de cette végétation, et dans l'arrière-pays de la même région *Quercus ilex* peut s'élever au-delà de 800 m. L'Olivier est cultivé dans la région du lac de Garde, très au Nord de son aire normale. A égale altitude, il peut y avoir une différence d'un étage de végétation entre les préalpes du Nord et du Sud : c'est pourquoi les hêtraies supérieures des Dolomites sont souvent qualifiées par erreur de sub-alpines parce qu'elles atteignent une altitude qui est celle de l'Épicéa sur le versant nord de la chaîne.

Du fait que les conditions thermiques de haute montagne sont sensiblement les mêmes dans toutes les parties de la chaîne, et que les limites de l'étage alpin y sont elles aussi peu variables d'un massif à l'autre, tandis qu'il existe une grande différence entre les avant-pays nord et sud, il en résulte évidemment que le gradient de température en fonction de l'altitude doit être un peu différent de sa valeur moyenne théorique $0^{\circ}55/100$ m, qu'il est plus élevé sur le versant sud, et que, de ce fait, les étages de végétation sont un peu moins épais sur ce versant. Cette différence est déjà sensible à l'intérieur des Alpes occidentales ; nous aurons à y revenir dans le chapitre IV (fig. IV-13).

D'autres différences thermiques seront mentionnées dans les chapitres ultérieurs, dans la mesure où elles ont une influence importante sur la répartition de la végétation.

b) Les précipitations

Ce sont elles surtout qui créent les grandes différences régionales.

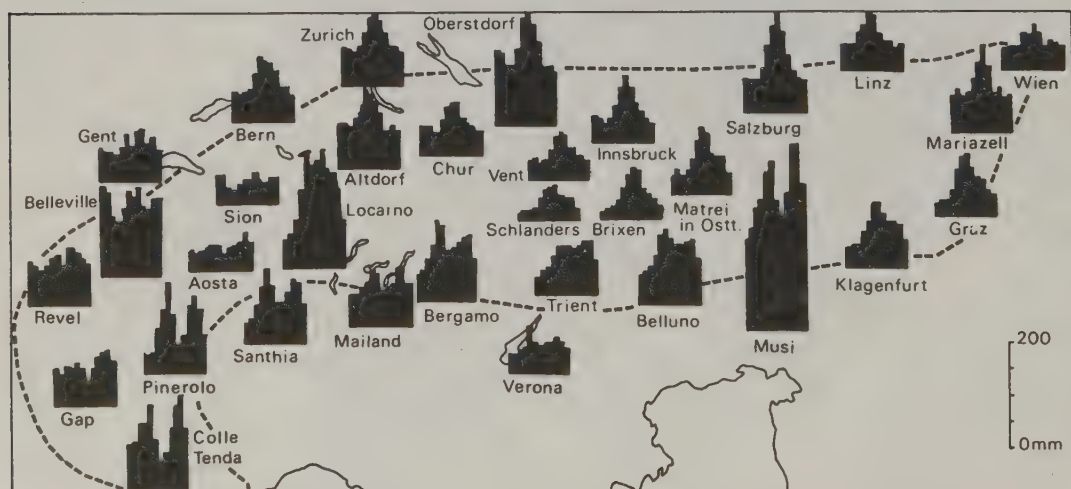


Fig. I-20. Précipitations mensuelles pour diverses stations de la chaîne alpine (d'après Fliri). Faibles précipitations de l'axe interne (Aosta, Sion, Schlanders) opposées aux fortes chutes des Préalpes nord-occidentales (Belleville), bavaïses (Oberstdorf), tessinoises (Locarno), juliennes (Muri). Presque partout le maximum se trouve en été, sauf dans les Alpes sud-occidentales où le creux estival de type méditerranéen remonte jusqu'en Val d'Aoste. En pointillé, le contour de la chaîne alpine.

1) Les totaux annuels

La figure I-19 donne la hauteur moyenne annuelle des précipitations dans l'ensemble de la chaîne. De prime abord apparaît l'opposition entre la zone de faibles précipitations correspondant à l'axe intra-alpin et la couronne préalpine beaucoup plus arrosée ; la diversité des climats préalpins, qui sont la forme montagnarde des climats de leurs avant-pays respectifs, est plus nuancée.

Le fait le plus marquant est l'existence de pôles de sécheresse formés par des bassins intérieurs où les précipitations tombent à moins de 700 mm, avec un minimum absolu (450 mm) dans le Valais moyen. Les plus secs se trouvent à l'Ouest (Bassin de la Haute-Durance, Val d'Aoste, Valais, Haut-Adige et notamment Vintschgau), probablement parce que ce sont les vallées les plus encaissées, dans les parties de la chaîne qui comportent les plus hauts reliefs, et aussi, pour les trois premières, par suite d'une remontée des influences méditerranéennes. Les autres vallées internes sèches reçoivent des précipitations un peu plus favorables, 700 à 850 mm. La végétation de ces bassins est étudiée dans le chapitre VII, 2e partie (étage montagnard interne).

Parmi les massifs préalpins, les plus arrosés sont les Préalpes nord-occidentales, les Préalpes lombardes et tessinoises, les Alpes de Bavière et les Alpes juliennes, avec des précipitations qui dépassent couramment deux mètres par an en moyenne montagne et sont évaluées à plus de trois mètres sur des sommets pourtant d'altitude relativement modeste.

2) Le régime saisonnier

Dans presque toute la chaîne, à l'exclusion des Alpes sud-occidentales, le régime des précipitations est de type continental, avec un maximum estival, et cela même dans les massifs externes (fig. I-20).

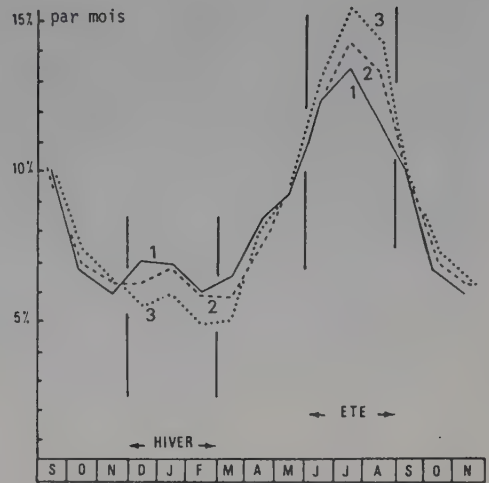


Fig. I-21. Régime annuel des précipitations pour trois groupes de stations des Alpes orientales: 1, Alpes de Chiemgau en zone préalpine; 2, Alpes de Kitzbühel, en zone intermédiaire; 3, Hohne Tauern et Zillertal, en zone intra-alpine. Dans les trois régions, le régime est le même: fort maximum estival, creux hivernal).

(N.B.: les précipitations sont exprimées en pourcentage du total annuel de chaque station, non en valeur absolue).

Il y a d'ailleurs peu de différence de régime entre les massifs préalpins et les massifs internes, si l'on considère non par les quantités, mais les proportions des précipitations de chaque mois dans le total annuel. Les trois mois d'été, avec pour chacun des pluies de l'ordre de 13 à 15 % du total annuel, représentent ainsi, à eux trois, près de la moitié de ce total (fig. I-21).

La situation est très différente dans les Alpes sud-occidentales (fig. I-22), où le régime méditerranéen se traduit au contraire, en Provence et en Ligurie, par une sécheresse estivale très marquée : juin, juillet et août réunis peuvent ne recevoir qu'un dixième du total annuel. Dans la Haute-Provence et les Alpes maritimes, l'augmentation orogénique des précipitations porte sur l'ensemble des mois de l'année et le creux estival persiste, tout en s'atténuant, pour disparaître seulement vers le 45e parallèle, limite approximative des Alpes du Nord et du Sud (col de la

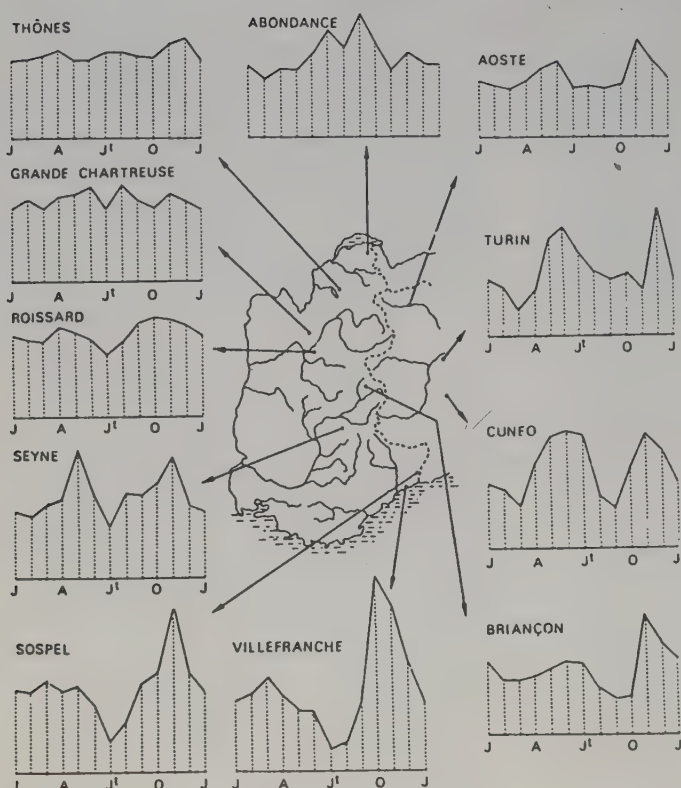


Fig.1-22. Régimes pluviométriques dans les Alpes occidentales. Le creux estival accusé, caractéristique du régime méditerranéen (Villefranche et Sospel) s'atténue progressivement pour faire place à un régime subatlantique égalisé dans les Alpes du nord ou à un régime continental à maximum estival (Abondance). Années de référence 1911-1950, sauf pour Villefranche, 1880-1910. (Composé d'après des graphiques de R. Blanchard, 1956, et pour les stations italiennes, d'après l'Atlas de Walter-Lieth).

Croix-Haute). Toutefois sur le versant piémontais il reste sensible beaucoup plus au nord. Il s'observe également dans la zone intra-alpine, à la latitude de Briançon (1.300 m), et même au nord jusqu'à Aoste.

3) L'indice de continentalité

Si la loi générale d'augmentation des précipitations avec l'altitude s'observe bien dans toute la couronne préalpine (voir plus haut, fig. I-10), elle est par contre partiellement en défaut dans l'axe intra-alpin.

Lorsqu'on remonte une vallée interne, le total annuel reste sensiblement constant ou même parfois diminue légèrement. Ainsi dans la vallée de la Maurienne (fig. I-23) le total des précipitations annuelles, exprimé en millimètres, est très supérieur à l'altitude exprimée en mètres dans toute la partie infé-

rieure (préalpine) de la vallée ; c'est le contraire dans la partie supérieure (intraalpine).

Il peut être alors intéressant, par une sorte de symétrie avec l'étude des isothermes réduites à zéro, de chercher à compenser l'effet de l'augmentation des précipitations avec l'altitude, en considérant par exemple le rapport P/A , P étant la pluviosité totale annuelle en millimètres et A l'altitude en mètres d'une station donnée (nous conserverons ces conventions dans tout le texte qui suit et dans les légendes des figures I-23, 24 et 25). Gams (1931-32) a défini un coefficient d'océanité hygrique qui est exprimé par l'angle dont la tangente a pour valeur ce rapport, et inversement un *angle de continentalité hygrique* dont la cotangente a pour valeur ce même rapport (fig. I-24). Pour des raisons que nous n'exposerons pas ici, il est en effet plus commode de prendre en considé-

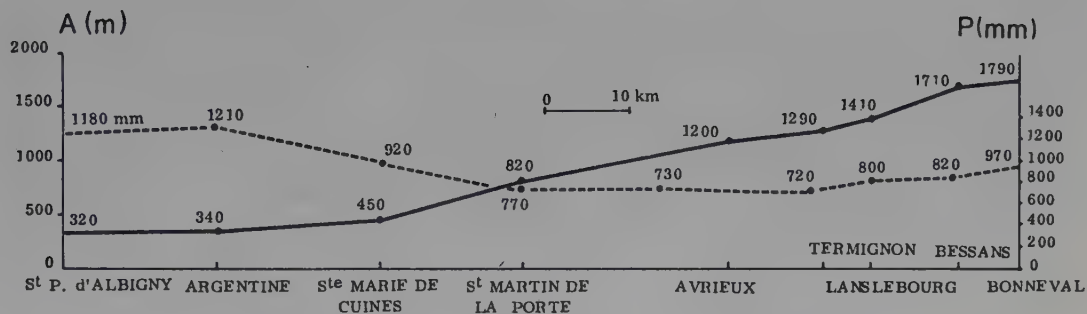


Fig. I-23. Relative stabilité du total moyen annuel des précipitations le long de la vallée de la Maurienne. Le point où ce total (en mm) devient inférieur à l'altitude (en mètres) correspond sensiblement à l'entrée dans la zone intra-alpine (d'après Richard et PAUTOU, 1983).

ration les valeurs de l'angle plutôt que celles du rapport P/A lui-même, que son amplitude de variation trop grande rend moins maniable.

Inférieur à 10° dans certaines régions très humides et de basse altitude de l'avant-pays alpin, cet angle de continentalité peut dépasser 70° dans les vallées intra-alpines les plus sèches, les valeurs comprises entre 40° et 50° correspondant à la "zone intermédiaire entre le climat du Hêtre et celui des Pins et de l'Arole", c'est-à-dire sensiblement à ce que nous nommerons Alpes intermédiaires (*Zwischenalpen* des auteurs autrichiens).

Dans un diagramme où les précipitations en millimètres sont présentées en abscisse et les altitudes en mètres en ordonnée, les points figuratifs des stations préalpines à climat océanique se trouvent en-dessous de la bissectrice des axes (ligne correspondant à la valeur 1 du rapport P/A) et les stations intra-alpines à climat continental au-dessus de cette bissectrice. En outre, dans les Préalpes la pluviosité croît nettement en fonction de l'altitude, tandis que dans les vallées internes elle reste sensiblement constante lorsque l'on remonte la vallée (fig. I-25).

La figure III-11 illustre bien la répartition, en fonction de l'angle de continentalité, des trois principales formations caractéristiques de l'étage montagnard dans les zones externe, intermédiaire et interne.

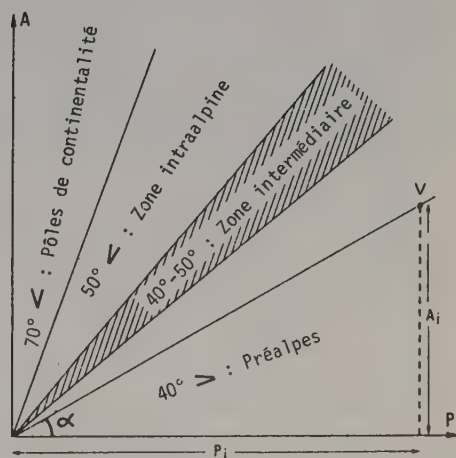


Fig. I-24. L'angle de continentalité de Gams. Pour une station donnée, ici par exemple Villard-de-Lans, dans le Vercors (V), la continentalité peut s'exprimer par le rapport P/A entre la moyenne annuelle des précipitations et l'altitude du lieu considéré, c'est-à-dire par la cotangente de l'angle α . Cet angle est inférieur à 40° pour les zones à climat océanique comme les Préalpes, supérieur à 50° pour les zones intra-alpines continentales, supérieur à 70° pour les pôles de continentalité extrême de certaines vallées; les valeurs comprises entre 40° et 50° environ correspondent sensiblement à la zone dite "des Alpes intermédiaires".

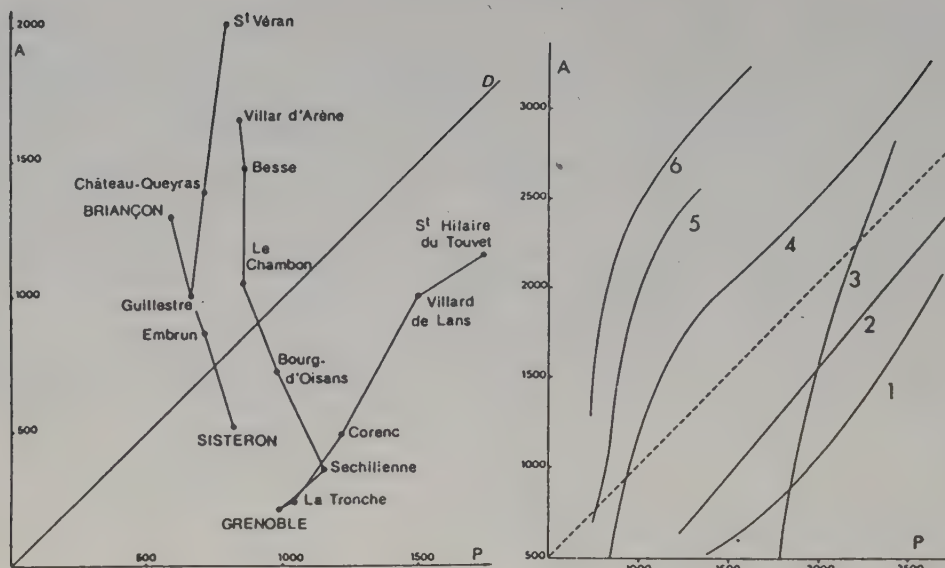


Fig.1-25. Exemples de variation de l'angle de continentalité dans des régions préalpines et intra-alpines. A gauche, dans les Alpes du Dauphiné (d'après Ozenda, 1981). Lorsqu'en partant de Grenoble (altitude 200 m, précipitations 980 mm), on s'élève dans les massifs préalpins, les précipitations augmentent rapidement (Villard-de-Lans dans le Vercors, St-Hilaire -du-Touvet en Chartreuse). Si au contraire on se dirige vers l'est en pénétrant dans la zone interne, par exemple en remontant dans la vallée de la Romanche, les précipitations restent constantes malgré l'augmentation de l'altitude. La droite D représente la première bissectrice des axes, c'est-à-dire la position des stations pour lesquelles P exprimé en mm est égal à A exprimé en mètres et correspond en principe au passage de la zone préalpine externe, située au-dessous, à la zone intra-alpine, située au-dessus de cette droite: effectivement, Bourg d'Oisans est encore dans la région du Hêtre mais le Chambon correspond au début des premières forêts de Mélèze. De même en remontant la Durance, Embrun se trouve dans la zone intermédiaire et Guillestre, à l'entrée du Queyras, est déjà dans la partie intra-alpine. A droite, dans les Alpes centrales (d'après Aulitzky, 1974): 1, Allgau (Bavière); 2, région de l'Achensee (Tyrol); 3, Tessin; 4, Alpes internes de Suisse; 5 et 6, Nord et Sud de l'Otztal (Tyrol). 1 et 2 sont dans les Préalpes, et les courbes correspondantes sont situées au-dessous de la droite pointillée qui correspond à 45°; les précipitations augmentent nettement avec l'altitude. 5 et 6 sont en zone interne, et les précipitations sont presque indépendantes de l'altitude. Le Tessin, en 3, est une exception: les précipitations sont déjà si fortes à basse altitude qu'elles ne peuvent guère augmenter plus haut.

Gams a donné précédemment des cartes des zones de continentalité des Alpes, malheureusement difficiles à interpréter parce qu'il a tenu compte du détail du relief; en réalité la notion de continentalité doit être considérée à l'échelle de la chaîne ou du moins du massif, et il est apparu depuis qu'elle n'avait que peu ou pas de sens à l'échelle de la simple vallée. Une nouvelle carte, tenant compte d'une part de cette nécessité de perception

globale et d'autre part des chiffres de pluviosité plus récents et homogènes contenus dans l'Atlas de Walter et Lieth, est donnée ci-joint (fig. I-26): pour simplifier ont été représentées seulement les stations correspondant à la zone intra-alpine proprement dite (angle supérieur à 50°) et à la zone préalpine (moins de 40°); pour les Alpes sud-occidentales cette carte a dû être complétée avec d'autres sources.



Fig. 1-26. Indice de continentalité de Gams dans la chaîne alpine. Seules ont été retenues les localités d'altitude supérieure à 800 m. Les carrés correspondent aux localités dont l'indice est supérieur à 55° et sont groupés dans deux régions qui correspondent sensiblement aux pôles de continentalité de la figure 1.31. Les cercles noirs correspondent aux indices compris entre 40° et 30° et les cercles blancs aux indices inférieurs à 30°; les uns et les autres appartiennent à la région préalpine. Pour plus de clarté, les valeurs intermédiaires (indices compris entre 40° et 50°) n'ont pas été représentées. En tirets lâches, le contour de la chaîne alpine; en tirets serrés, le contour des deux pôles de continentalité intra-alpins (voir aussi fig. 1-31, IV-15 et VII-13). (Etabli d'après les chiffres de l'Atlas Walter et Lieth).

Il faut insister sur le fait que cet indice de continentalité est une notion qui a été définie en vue d'être appliquée à la moyenne montagne dans la chaîne alpine et qu'il faut être très prudent dans les extrapolations relatives aux autres situations. Il est par exemple évident qu'il n'a pas grand sens dans les plaines ou les collines de l'avant-pays puisque quand l'altitude est faible le rapport P/A prend des valeurs élevées et l'angle tend vers zéro. Par ailleurs les essais d'application que nous avons faits à d'autres chaînes se sont révélés dans l'ensemble décevants et seront discutés ultérieurement. Enfin, si cet indice est destiné à cerner les zones intra-alpines xériques, il ne

peut en aucune façon être confondu avec un indice d'aridité : les minimums de pluviosité, qui sont encore de l'ordre de 500 ou 600 mm, se situent en général dans des vallées internes dont le fond est assez élevé en altitude et le climat relativement froid, de sorte qu'il n'y a là rien de comparable avec une aridité de type méditerranéen et que l'indice de De Martonne par exemple se situe toujours au-dessus de 30. La végétation de ces bassins, comme par exemple le Bas-Valais en Suisse, présente un faciès xérophile net, mais le terme de "steppe" souvent employé dans ce cas nous paraît tout à fait excessif.

D — Les sols des Alpes

Les sols des Alpes seront traités brièvement ici : d'une part ils sont encore, comme tous les sols de montagne, mal connus ; d'autre part ils dépendent autant de la végétation que du milieu naturel, et des indications plus détaillées seront donc données à propos de chacune des grandes formations végétales.

1 — SUBSTRATS ET SOLS

Les sols de la chaîne alpine, et plus généralement ceux des grandes montagnes, présentent trois caractères généraux importants qui les opposent à la plupart des sols de plaine.

a) Leur évolution est lente et souvent incomplète : lente à cause des basses températures, incomplète en raison du rajeunissement constant dû à l'érosion.

b) Ces sols ne se forment pas toujours à partir de la roche-mère en place, mais beaucoup plus fréquemment sur des dépôts déjà remaniés par l'érosion, par les glissements, par les transports torrentiels et glaciaires : ces dépôts sont par exemple les éboulis, les colluviums, les moraines, les alluvions. Les processus géomorphologiques créateurs de ces substrats secondaires jouent un rôle aussi important que les mécanismes de la pédogenèse proprement dite. La roche-mère au sens pédologique est donc souvent un matériau de néo-formation, et non pas la formation géologique primitive.

c) Dans la pédogenèse elle-même, le rôle des différents facteurs n'est pas quantitativement le même qu'en plaine. Les facteurs physiques ont beaucoup plus d'importance en montagne, du moins au début : échauffement des parois rocheuses, effet du gel, et surtout effet de la pesanteur le long des pentes, se marquant par l'instabilité des matériaux grossiers, l'entraînement des éléments fins, le drainage, le lessivage oblique. Une conséquence est notamment la formation le long des pentes de "chaînes de sols" ou Catenas (fig. I-27).

En définitive, il faut entendre par "sols de montagne" à la fois les sols proprement dits qui sont évolués, les sols immatures, et les substrats bruts ou peu transformés à partir desquels se fait la pédogenèse.

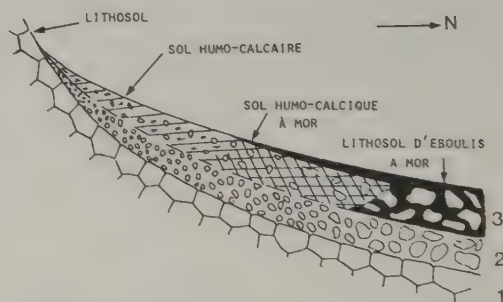
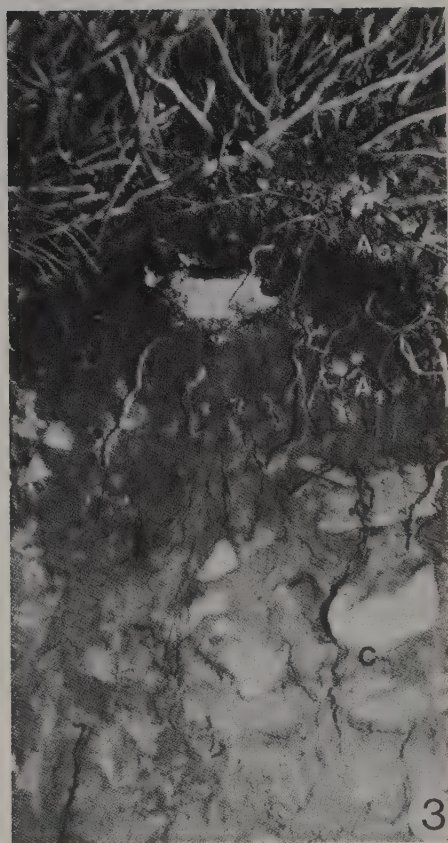


Fig. I-27. Chaîne de sols ("catena") sur un éboulis calcaire (d'après Duchaufour, modifié). 1, roche non altérée; 2, éboulis non transformé; 3, couche superficielle de l'éboulis transformée en sol.

Fig. I-28. Coupes de sols de haute montagne (d'après Legros et Cabidoche, 1977). 1, Ranker alpin, à moder sur dalle granitique; Plan de l'Aiguille, Chamonix (cf. fig. I-29); 2, Podzol humo-ferrugineux en pied d'éboulis; Col des Montets, Chamonix (cf. fig. I-30). 3, Ranker subalpin, à mor sur éboulis, sous Rhododendron; vallée d'Arrens, Pyrénées. — Ao, litière; A1, horizon humifère; A2, horizon lessivé ("cendreux"); Bh, horizon d'accumulation de matière organique; Bfe, horizon d'accumulation du fer de l'aluminium; C, roche-mère altérée.



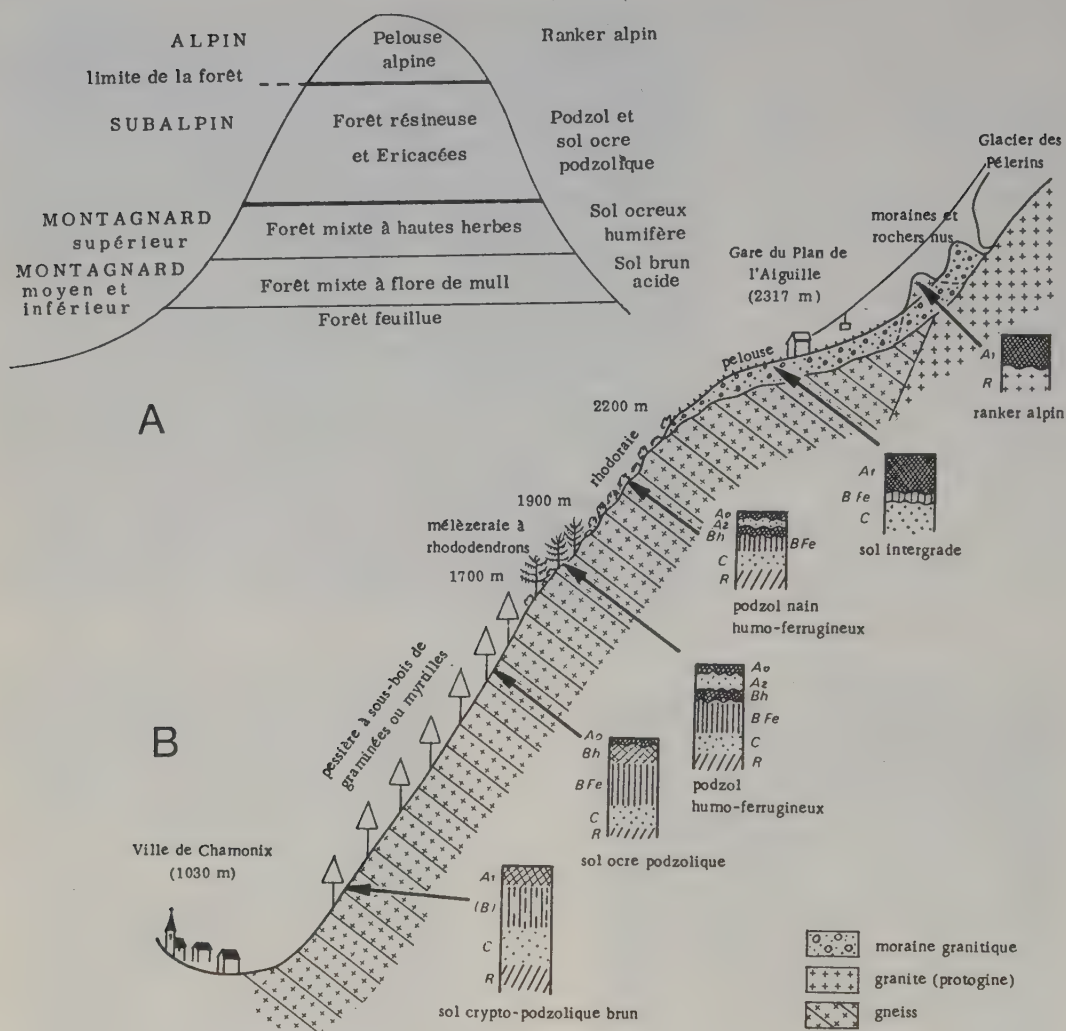


Fig.1-29. Etagement des types de sols en montagne siliceuse. A, cas général théorique (d'après Duchaufour, 1983). B, un cas concret, dans la vallée de Chamonix, Haute-Savoie (d'après Legros et Cabidoche).

2 — ÉTAGEMENT DES SOLS

A mesure qu'on s'élève en altitude, l'importance des substrats bruts ou semi-bruts par rapport aux sols évolués s'accroît, en raison de l'exagération du relief qui accentue l'érosion, de la diminution de la température et du raccourcissement de la période déneigée qui ralentissent la pédogenèse. En haute montagne, les sols de l'étage alpin sont alors réduits à une couche peu épaisse, sans horizons

différenciés, reposant directement sur la roche-mère (profil dit A-C des pédologues) et sont appelés rankers (fig. 1-28). Comme les faibles températures entraînent l'accumulation d'humus, en bloquant ou en ralentissant la minéralisation des matières organiques et leur incorporation aux colloïdes argileux, il en résulte la formation d'un dépôt humifère de plus en plus épais avec l'altitude et qui finit, dans certains rankers alpins, par occuper toute la hauteur du profil.

Mais ces facteurs défavorables sont en partie compensés par d'autres :

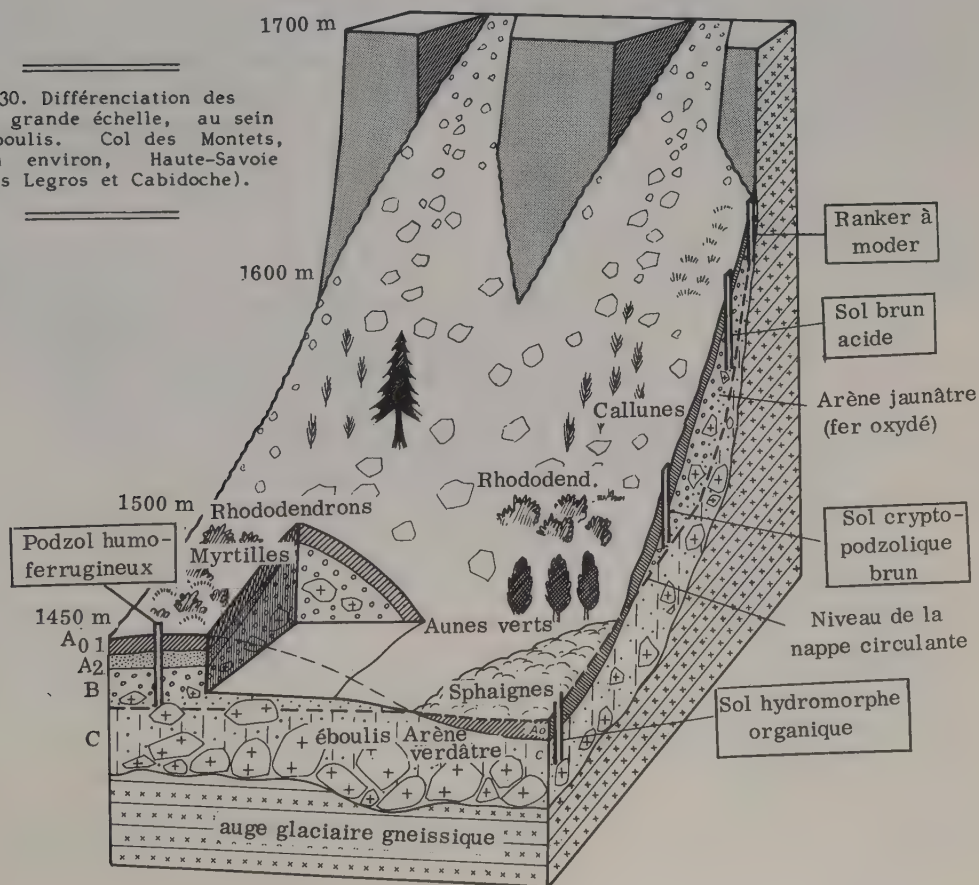
— la couverture nivale a un effet thermique isolant, de sorte que certaines réactions chimiques ou microbiennes peuvent se poursuivre, bien que ralenties, pendant la saison froide, à une température qui reste voisine de 0° ;

— les précipitations augmentent avec l'altitude ; de ce fait le lessivage, qui est un facteur essentiel de la pédogenèse, augmente également.

Cet accroissement du lessivage et de la teneur en humus déterminent une acidification des sols, pouvant aller jusqu'à la podzolisation : ainsi, Neuwinger et Czeli (1961),

étudiant et cartographiant les sols des étages subalpin et alpin de la région d'Obergurgl (Tyrol central) ont établi qu'ils sont tous partiellement ou totalement podzolisés. En règle générale, les sols acides prédominent au-dessus de la limite entre les étages montagnard et sub-alpin, même sur les roches-mères calcaires, d'autant plus que l'équilibre Feuillus-Résineux des forêts de moyenne montagne est remplacé par la dominance des Conifères sub-alpins et des Éricacées.

Les gradients climatiques altitudinaux et la répartition de la végétation en étages entraînent un étagement des sols, analogue à la zonalité que présentent les sols de plaine suivant la latitude.



La figure I-29 résume cet étagement dans le cas d'un substrat cristallin, qui est le plus général dans les hauts massifs. Sur roches carbonatées, les faits sont plus complexes, avec des différences notables suivant les roches-mères : calcaires durs, dolomies, marmo-calcaires plus altérables (Bartoli, 1966 — Bottner, 1972). D'autres types de roches représentent des cas particuliers, montrant parfois une certaine convergence avec les sols sur calcaires : grès à ciment calcaire (Guinochet, 1938), gypses (Gensac, 1977), une partie des "roches vertes" ou "ophiolites"

(Maurer, 1966 — Gams, 1975 — Verger, 1979 et 1983).

L'amplitude de l'étagement général, et la variété des conditions stationnelles dues aux différentes situations topographiques, perturbent le plus souvent cet étagement théorique et déterminent une mosaïque compliquée de types de sols suivant la pente, l'exposition, la granulométrie, l'alimentation en eau de chaque parcelle (fig. I-30). Les sols les plus divers peuvent ainsi coexister dans un même massif et sur un espace relativement réduit, même lorsque la roche-mère est identique.

E — Premier zonage écologique de la chaîne

La comparaison des figures :

- I-3 altitudes supérieures à 2.000 m ;
- I-4 structure géologique ;
- I-19 précipitations annuelles ;
- I-26 indice de continentalité,

montre l'opposition très tranchée entre deux grands domaines, l'axe intra-alpin et la couronne de massifs préalpins, et en outre la diversité de ces derniers (fig. I-31).

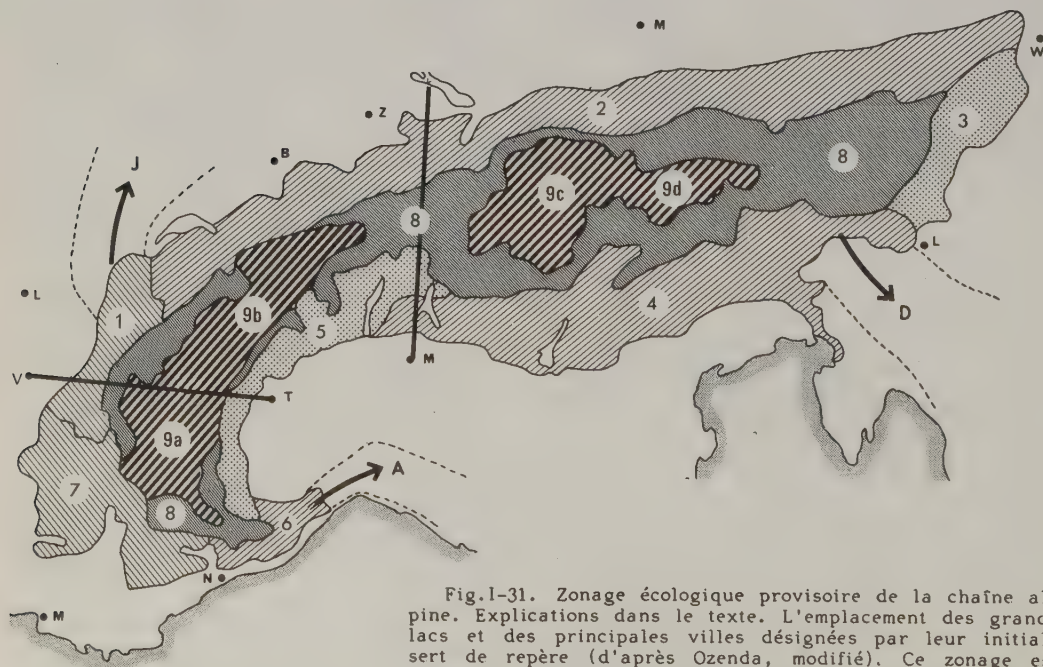


Fig. I-31. Zonage écologique provisoire de la chaîne alpine. Explications dans le texte. L'emplacement des grands lacs et des principales villes désignées par leur initiale sert de repère (d'après Ozenda, modifié). Ce zonage est précisé plus loin par la figure IV-14.

— **La couronne préalpine** est formée de massifs moins élevés que ceux de l'axe ; ils sont presque tous soumis à un climat de type océanique, et sont essentiellement calcaires, sauf en Piémont et en Styrie. On peut y distinguer :

- . les Préalpes calcaires du Nord (2), très homogènes, de la Haute-Savoie à la Haute-Autriche ;

- . les Préalpes calcaires du Sud, infiltrées d'influences subméditerranéennes : secteur haut-provençal (7), secteur gardésanillyrique (4), secteur préligure (6) ;

- . un secteur intermédiaire, delphinojurassien (1) ;

- . deux secteurs à prédominance siliceuse : les Préalpes piémontaises (5) et les Préalpes styriennes (3).

— **L'axe intra-alpin** est relativement homogène, d'altitude moyenne élevée, à prédominance siliceuse et à climat continental. Il contient à la fois l'essentiel de l'étage alpin, et des vallées internes sèches. Ce domaine se subdivise lui-même en deux régions concentriques. D'une part, deux pôles de continentalité (9), dont l'occidental peut être lui-même subdivisé en deux parties nord et sud (9a et 9b) de part et d'autre d'une ligne située sensiblement au niveau du col du Galibier, et

dont l'oriental comprend lui-même deux parties (9c et 9d), cette dernière à continentalité relativement atténuée. D'autre part, une couronne correspondant aux Alpes intermédiaires (8), continue autour du pôle de continentalité oriental, mais divisée à l'Ouest en écailles.

La carte de la figure I-31 représente également la coupure biogéographique approximative entre Alpes occidentales et orientales au niveau d'une ligne située sensiblement sur le méridien de Milan, et allant du lac de Constance au lac de Côme, et une seconde coupure située sensiblement sur le 45^e parallèle, de Valence à Turin, séparant les Alpes nord-occidentales des Alpes sud-occidentales.

Enfin, trois flèches indiquent les relations de certains massifs préalpins avec les chaînes calcaires situées à la périphérie des Alpes : J, liaison entre les Préalpes delphino-savoyardes et le Jura ; A, liaison entre les Alpes ligures et l'Apennin septentrional ; D, liaison entre les Alpes slovènes et leur prolongement dans le Nord des Dinarides (cf. chap. X).

Le chapitre IV précisera les subdivisions de ces secteurs (fig. IV-14) et les principales formations végétales qui entrent dans chacun d'eux (fig. IV-15).

II

La flore de la chaîne alpine et ses origines

Ce chapitre se propose de réunir en un exposé unique et coordonné un ensemble de questions relatives à l'état actuel et à l'histoire passée de la flore de la chaîne alpine, qui sont souvent traitées d'une manière indépendante. La priorité a été donnée à l'illustration des idées générales et beaucoup d'exemples, même parmi les plus classiques, ont été laissés de côté pour ne retenir qu'un petit nombre d'entre eux jugés les plus démonstratifs. Les lignes directrices s'écartent elles-mêmes sur plus d'un point, comme le rappellera la conclusion de ce chapitre, de celles qui sont généralement admises : cet essai d'exposé intégré a été précisément l'occasion de remettre en question certaines "idées reçues" et de proposer des points de vue sensiblement différents.

A — Essai d'évaluation numérique

Il est certain que les Alpes représentent la région floristiquement la plus riche du continent européen, comme le montre par exemple la figure II-1 dans le cas des Ptéridophytes.

La **richesse aréale**, conventionnellement définie par le nombre d'espèces de plantes vasculaires recensées dans un carré de 100 km de côté, peut être évaluée pour les Alpes à une valeur de l'ordre de 2.000 à 3.000 espèces

suivant les secteurs, contre 1.200 à 1.500 seulement pour les plaines de l'Europe moyenne et moins de 1.000 pour les pays nordiques. Seules, en Europe, les péninsules ibérique et balkanique ont probablement des richesses aréales supérieures.

Des pointages et des recoupements complexes, dont le détail ne peut être donné ici, nous conduisent à la conclusion que la flore vasculaire des Alpes au sens le plus large,

c'est-à-dire l'ensemble des espèces qui sont spontanées dans le territoire défini plus haut par la figure I-2, représente environ trois septièmes de la flore totale du continent européen et peut être estimé à 5.000 ± 500 espèces, au sens que l'on donne au concept d'espèce dans les flores habituelles et dans *Flora Europaea*.

Une évaluation précise est cependant très difficile, au moins pour deux raisons :

- la définition exacte de ce qu'il faut entendre par "flore des Alpes". Cette flore n'a jamais, à notre connaissance, fait l'objet d'un ouvrage d'ensemble concernant toute la chaîne, ni même d'un catalogue critique ou simplement d'une statistique générale ; même au niveau des familles et des genres importants, il n'existe pratiquement pas de monographies ayant les Alpes pour cadre géographique. Les flores existantes se rapportent à des territoires politiques ou administratifs dans lesquels l'avant-pays est généralement prédominant par rapport à l'espace alpin proprement dit. A l'intérieur des limites de celui-ci, la chaîne héberge d'ailleurs des plantes appartenant à des contingents biogéographiques très différents dont certains simplement cosmopolites, et la distinction entre ce qui est flore générale pénétrant dans les Alpes et flore proprement alpine est en grande partie affaire de convention ;

- l'hétérogénéité de la documentation. Les flores régionales sont de dates différentes et de précision très inégale. La conception de l'espèce est plus ou moins large ou restreinte suivant les auteurs ; les divergences restent cependant comprises dans une marge très inférieure à 10 % (sauf bien entendu en ce qui concerne certains groupes qui ont fait l'objet de monographies très pulvérisantes, comme *Alchemilla* ou *Hieracium*). Plus gênante est la différence de nomenclature très fréquente entre les flores concernant les Alpes occidentales et orientales : toutefois la parution complète des cinq volumes de *Flora europaea* et celle toute récente (1983) des trois volumes de *Flora d'Italia* (Pignatti et al.) et de l'*Atlas de la Flore suisse* (Walter et Sutter) permet maintenant d'y voir plus clair dans les synonymies.

Tout en soulignant la grave lacune que représente encore l'absence d'une Flore générale de la chaîne alpine, nous pensons devoir toutefois formuler deux remarques :

- un tel ouvrage devrait, pour être pleinement efficace, dépasser le cadre alpin et indiquer pour chaque espèce l'aire générale d'une manière assez détaillée, permettant notamment de la situer par rapport à l'ensemble montagnard européen, dont les Alpes représentent certes la partie principale, mais qui forme un tout ; l'étude globale seule permet une compréhension satisfaisante ;

- parmi les 5.000 espèces supposées former la flore des Alpes, une partie seulement, un millier peut-être, présentent en l'état actuel des connais-



Fig.II-1. Richesse de la flore de la chaîne alpine, par rapport au reste de l'Europe: l'exemple des Périodophytes.

Les points figurent les aires (correspondant à des carrés de 50 km de côté) dans lesquelles le nombre d'espèces de Pteridophytes connues dépasse 43 espèces ou sous-espèces, c'est-à-dire 30 % de la flore périodophytique de l'Europe. (D'après *Atlas Florae europaeae*, vol. 1).

ces un intérêt de premier plan pour l'étude biogéographique et écologique que nous nous proposons ici.

Plus qu'une statistique générale, les variations régionales sont intéressantes. Les diverses parties de la chaîne montrent des richesses floristiques très différentes ; à défaut, ici encore, d'une évaluation précise reposant sur la richesse aréale de territoires de superficie comparable, on peut simplement insister sur les différences sensibles de richesse entre le Nord et le Sud de la chaîne : dans les Alpes orientales, la comparaison entre les Préalpes calcaires du Nord et les Préalpes calcaires du Sud fait apparaître un rapport de richesse floristique de l'ordre de 1,5 au moins en faveur du Sud ; et dans les Alpes occidentales cet enrichissement est encore plus net et trouve son maximum dans les Alpes maritimes qui hébergent à elles seules plus de 2.800 espèces, soit la moitié au moins du nombre des plantes vasculaires connues pour toute la chaîne.

B — La flore ligneuse

Les végétaux ligneux, arbres et arbustes, présentent un intérêt particulier notamment en raison de leur rôle dans l'interprétation biogéographique du tapis végétal, dans la définition et dans la reconnaissance des groupements climatiques, ainsi qu'il sera exposé dans le chapitre III.

1 — LA FLORE ARBORESCENTE

est relativement pauvre, comme d'ailleurs dans tout l'ensemble du continent européen. Pour toute la chaîne on peut estimer le nombre des arbres spontanés à une quarantaine au maximum. Aucun n'est endémique de la chaîne.

Parmi eux, huit Gymnospermes seulement :

<i>Abies alba</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Picea abies</i>	<i>Pinus uncinata</i>
<i>Larix decidua</i>	<i>Pinus mugo</i>
<i>Pinus cembra</i>	<i>Pinus nigra, ssp. austriaca</i>

auxquelles on peut ajouter *Taxus baccata* et, pour les Alpes sud-occidentales, *Juniperus thurifera* parfois arborescent, *Pinus meso-geensis* et *Pinus halepensis* qui s'infiltrèrent dans les basses vallées, et *Cedrus atlantica* bien naturalisé dans quelques massifs.

Les Angiospermes sont un peu plus nombreuses :

<i>Salix appendiculata</i>	<i>Ostrya carpinifolia</i>
<i>Salix triandra</i>	<i>Castanea sativa</i>
<i>Salix pentandra</i>	<i>Quercus pubescens</i>
<i>Salix fragilis</i>	<i>Quercus petraea</i>
<i>Salix alba</i>	<i>Quercus robur</i>
<i>Salix capraea</i>	<i>Ulmus glabra</i>
<i>Populus tremula</i>	<i>Ulmus minor</i>
<i>Populus nigra</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>
<i>Populus alba</i>	<i>Laburnum alpinum</i>
<i>Betula verrucosa</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>

<i>Betula pubescens</i>	<i>Acer platanoides</i>
<i>Alnus viridis</i>	<i>Acer opalus</i>
<i>Alnus incana</i>	<i>Acer obtusatus</i>
<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Acer campestre</i>
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Acer monspeliensis</i>
<i>Corylus avellana</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Carpinus betulus</i>	<i>Fraxinus ornus</i>

Il faut ajouter *Quercus ilex* (et plus localement *Quercus cerris*) sur les marges subméditerranéennes, et malheureusement l'envahissant *Robinia pseudacacia*.

La pauvreté relative de cette flore arborescente se traduit par le fait que les Alpes ne comptent par exemple que 6 espèces d'*Acer* et l'Europe 11, contre 16 pour l'Amérique du Nord et 80 pour l'Asie orientale ; un seul *Abies*, pour 10 dans le bassin méditerranéen, 12 en Amérique du Nord, 16 en Asie orientale. On sait que cet appauvrissement est généralement attribué à l'effet des glaciations.

2 — LA FLORE ARBUSTIVE

est sensiblement plus riche. Trois groupes sont particulièrement importants par le rôle que jouent leurs représentants en tant qu'espèces formatrices, dominantes, ou caractéristiques de groupements végétaux :

— les *Juniperus*, avec six espèces : *communis*, *alpina* (= *nana*), *sabina*, *thurifera*, *phoenicea*, *oxycedrus* ;

— les Ericacées, avec une dizaine d'espèces : *Rhododendron ferrugineum*, *Rh. hirsutum*, *Rhodothamnus chamaecistus*, *Erica herbacea* (= *carnea*), *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosa*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *A. alpina*, *Loiseleuria procumbens*. Le rôle biogéographique de cette famille est accru par l'étendue et la densité des peuplements qu'elle forme sur les sols acides des étages montagnard et subalpin ;

— les *Salix*, avec une vingtaine d'espèces arbustives soit planitiales pénétrant dans les étages collinéen et montagnard (*cinerea*, *aurita*, *repens*, *purpurea*, *viminialis*) soit subalpines (*breviserrata*, *alpina*, *glauco-sericea*, *myrsinifolia*, *hegetschweileri*, *mielichhoferi*, *glabra*, *laggeri*, *foetida*, *wadsteiniana*, *hastata*, *helvetica*, *caesia*).

A ces trois groupes s'ajoutent d'autres espèces d'appartenance systématique diverse, en particulier celles des landes de l'étage montagnard sec (*Prunus spinosa*, *P. brigantia*, *Berberis vulgaris*, divers *Rosa*), des Légumineuses (*Genista cinerea*, *Sarothamnus scoparius*, *Cytisanthus radiatus*), des *Rhamnus*, des *Daphne*, des *Lonicera*, *Buxus sempervirens*.

3 — LES CHAMÉPHYTES

partiellement ligneuses comprennent, outre les plus petites des espèces citées ci-dessus (comme certains *Salix* subalpins), un contingent assez nombreux de Légumineuses (*Ononis*, *Astragalus sempervirens*) et de Labiées (*Lavandula*, *Satureja*, *Thymus*), quelques *Helianthemum* et *Globularia*, *Polygala chamaebuxus*, *Linnaea borealis*.

Un cas particulier est constitué par les espèces prostrées ou en espalier (*Empetrum hermaphroditum*, *Rhamnus pumila*, *Dryas octopetala*, *Salix retusa*, *Salix reticulata*) et les plus volumineuses des plantes en coussinet. Mais la limite par rapport à la flore herbacée devient vite difficile à apprécier.

C — Les aires de répartition

La question est, en dépit des apparences, d'une extrême complexité, comme l'ont montré en particulier les travaux de Merxmüller. L'état des connaissances est très inégal et présente d'importantes lacunes, à la fois géographiques et taxonomiques ; ici encore, la rareté des travaux de synthèse se fait lourdement sentir. Si les aires de répartition sont suffisamment connues pour les taxons systématiquement bien individualisés, pour les endémiques et notamment les macroendémiques, elles le sont beaucoup moins pour les groupes critiques comportant des espèces voisines entre elles ou multiformes.

On trouvera de nombreuses cartes de répartition concernant les Alpes dans la Flore de Hegi, dans Merxmüller (1952 et 1963), Lippert (1981), Pignatti et coll. (1983).

D'une manière générale, les choses sont sensiblement plus nettes à l'Est qu'à l'Ouest à cause de la simplicité de la structure des Alpes orientales et notamment de la superposition de divisions lithologiques et climatiques en trois bandes bien individualisées : nous devons donc nous attendre ici essentiellement à une opposition entre l'axe cristallin

et les deux bandes calcaires plus ou moins symétriques qui l'encadrent. Dans les Alpes occidentales par contre, les différences entre le Nord et le Sud prennent beaucoup d'importance, notamment en raison des remontées d'espèces méridionales dans les grandes vallées.

Plutôt que de chercher à classer méthodiquement les différents types d'aires, nous nous limiterons à quelques cas démonstratifs en nous aidant des figures commentées II-2 à II-5 ; de nombreux autres cas seront vus dans la suite de ce chapitre à propos de l'histoire de la flore, et dans les chapitres suivants.

1 — LES AIRES RECOUVRANT TOUTE LA CHAÎNE

Beaucoup d'orophytes banales, ou de planitiales pénétrant en montagne, sont présentes dans l'ensemble des Alpes (à l'exception éventuellement d'un secteur ou d'un autre). Les exemples sont innombrables, et d'intérêt inégal. Nous nous attacherons ici au cas de l'Épicéa, dont la répartition alpine est donnée plus loin par la figure III-5. Son aire couvre la presque totalité de la chaîne, à l'exception des Préalpes sud-occidentales, mais



Fig.11-2. L'opposition Préalpin/Intra-alpin: les aires du Hêtre et du Mélèze. La répartition des principales Hêtraies dans la chaîne alpine est donnée plus loin par la figure VII-2. Elles forment une couronne dans les massifs préalpins et manquent dans la zone intra-alpine, d'où le Hêtre est éliminé par le caractère continental du climat: sécheresse et peut-être aussi trop grands écarts thermiques se traduisant notamment par des gelées printanières. Comme exposé plus haut (chapitre I), la limite du Hêtre vers l'intérieur de la chaîne coïncide assez bien avec les valeurs de l'angle de continentalité de Gams supérieures à 45° .

Dans la répartition du Mélèze figurée ici (d'après Fourchy), on remarquera la disparité entre les Alpes occidentales où son aire, limitée à l'axe intra-alpin, est assez précisément complémentaire de celle du Hêtre (le Mélèze étant en outre essentiellement dans l'étage subalpin), et les Alpes orientales où il diffuse largement dans les Préalpes (et descend fortement dans l'étage montagnard). Il est possible que cette différence soit due à l'existence de plusieurs écotypes, et la même question se pose pour d'autres espèces alpines, comme on le verra plus loin à propos de la spéciation.

La complémentarité des aires de ces deux espèces pourrait relever d'autres explications, par exemple d'une préférence édaphique du Hêtre pour les sols calcaires des Préalpes; mais les Hêtraies acidophiles sur silice sont également abondantes dans la chaîne et notamment dans tout l'arc préalpin piémontais, et le Mélèze de son côté est à peu près indifférent à la nature du substrat géologique. Il se peut aussi que la différence de répartition soit due en partie à des causes historiques: ancienneté du Mélèze dans la zone intra-alpine et maintien partiel pendant les glaciations; en revanche disparition du Hêtre à l'époque glaciaire et recolonisation post-glaciaire à partir de zones-refuges périphériques, le Hêtre n'ayant alors pas eu le temps de pénétrer dans les vallées internes; mais en tout état de cause l'explication climatique reste valable quant à son absence totale dans la zone intra-alpine.

On remarquera à nouveau combien est important, toutes les fois que la documentation est suffisante pour cela, de distinguer l'aire générale dans laquelle une espèce est présente et la partie de cette aire qui correspond à son maximum d'abondance; ainsi, bien que le Mélèze soit presque partout présent dans les Alpes orientales il y demeure, par sa plus grande abondance et sa liaison avec des groupements phytosociologiques précis, une bonne caractéristique de l'axe intra-alpin tout comme dans les Alpes occidentales.

à l'intérieur de cette aire, l'abondance de l'arbre est très variable : il est l'espèce forestière la plus importante dans une grande partie des Alpes septentrionales, mais ne tient qu'une place effacée dans les Préalpes sud-orientales ou dans la partie interne des Alpes nord-occidentales.

Pour les espèces à rôle biogéographique important, la connaissance de l'extension qualitative de l'aire exprimée en terme de présence ou absence est insuffisante ; il faut prendre en considération l'aspect quantitatif et traduire d'une manière ou d'une autre l'importance réelle de l'espèce dans les différentes parties de son aire.

2 — L'OPPOSITION EXTERNE-INTERNE

Nous avons vu en conclusion du chapitre I (fig. I-31) l'importance du contraste écologique entre l'axe intra-alpin, surtout cristallin et à climat continental, et la couronne pré-alpine, essentiellement calcaire et de climat dit océanique. Nous demanderons ici encore à deux espèces forestières de première importance, le Hêtre et le Mélèze (fig. II-2) puis à deux espèces arbustives également de premier plan, les Rhododendrons (fig. II-3) l'illustration de cette opposition.

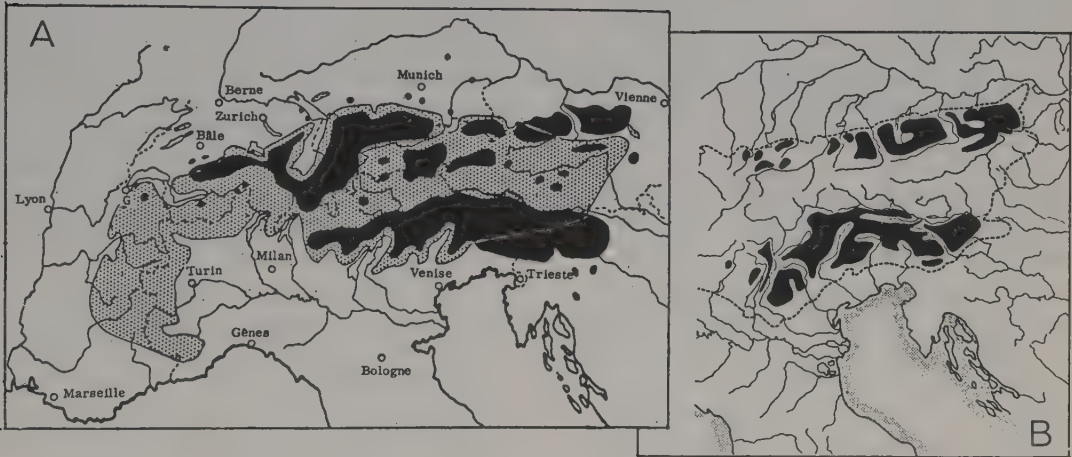


Fig. II-3. Aire alpine des Rhododendrons : *Rh. ferrugineum* en grisé et *Rh. hirsutum* (en noir). Ici intervient essentiellement un déterminisme édaphique. La première espèce est acidophile et son maximum de répartition se trouve dans l'axe intra-alpin de l'ensemble de la chaîne. La seconde espèce est neutrophile et calcicole ; elle se trouve localisée dans les Préalpes orientales et centrales et ne pénètre dans l'axe intra-alpin qu'à la faveur de massifs calcaires. Si cette différence écologique rend assez bien compte de la disposition respective des deux aires, elle n'explique pas en revanche l'absence de *Rhododendron hirsutum* dans les Alpes occidentales. Cette absence est probablement due au fait que le genre *Rhododendron* est originaire des montagnes du sud-est asiatique à partir desquelles il a migré vers l'Ouest ; les aires des différentes espèces sont ainsi échelonnées le long de voies de migration et celle du *Rhododendron ferrugineum* est plus "avancée", c'est-à-dire plus occidentale (Pyrénées et ensemble des Alpes), tandis que l'aire du *Rhododendron hirsutum* s'étend sur les Alpes centrales et orientales, le Nord des Dinarides et les Carpates du Sud.

B, aire du *Rhododendron nain*, *Rhododamnus chamaecistus*, plus nettement localisé aux Préalpes orientales (avec un prolongement jusqu'en Croatie, non figuré) ; cette répartition est celle de très nombreuses espèces (*Alchillea clavennae*, fig. II-4) et notamment de beaucoup d'endémiques des Alpes orientales comme *Dianthus alpinus*, *Ranunculus hybridus*, *Salix waldsteiniana*, *Saxifraga burseriana* (cf. Merxmüller, 1963), avec souvent une pénétration localisée dans des parties calcaires de l'axe intra-alpin.

Parmi les plantes herbacées, le genre de Renonculacées *Callianthemum* représente un cas analogue à celui des Rhododendrons. *Call. coriandrifolium* est relativement indifférent au sol mais néanmoins limité à l'axe interne ; *C. anemonoides* et *C. kernerianum* sont au contraire chacun endémiques d'une région limitée des Préalpes calcaires orientales. Il en est de même pour le couple *Homogyne alpina* - *H. discolor*, le premier très commun dans toute la chaîne et le second limité aux Alpes sud-orientales.

Il est très difficile de dire quelle est, dans cette opposition, la part des facteurs climatiques (océanique/continental) et édaphiques (calcaire/silice). Seules des cultures expérimentales pourraient décider. On sait toutefois que de nombreux couples d'espèces vicariantes édaphiques existent et que leurs aires se juxtaposent souvent indépendamment du climat sans coïncider avec une répartition du type Préalpes/Alpes internes ; ainsi d'après Favarger (1972) :

Espèces calcicoles

Cerastium latifolium
Achillea atrata
Doronicum grandiflorum
Androsace helvetica
Gentiana lutea
Gentiana clusii
Leontodon montanus

Espèces calcifuges

Cerastium uniflorum
Achillea moschata
Doronicum clusii
Androsace alpina
Gentiana punctata
Gentiana acaulis
Leontodon helveticus

3 — L'OPPOSITION ALPES ORIENTALES/ ALPES OCCIDENTALES

De très nombreuses espèces sont, pour des raisons probablement en partie historiques, localisées à l'une des deux moitiés, est ou ouest, de la chaîne.

Les aires des deux espèces subalpines *Pinus uncinata* et *Pinus mugo* sont presque complémentaires (voir chapitre IV, fig. III-6) ; l'une et l'autre habitent l'étage subalpin, et sont essentiellement calcicoles, mais la première dans les Pyrénées et les Alpes occidentales, la seconde dans les Alpes orientales, les Carpates et les Balkans.

Les deux *Achillea* de la figure II-4 sont séparées par une différence édaphique, comme les deux *Rhododendrons*, mais leurs aires sont complètement distinctes. La figure II-20 montre un autre cas des vicariances est-ouest dans le genre *Senecio*. Les trois quarts des espèces endémiques des Alpes sont spéciales à l'une ou à l'autre des deux moitiés de la chaîne.

4 — L'OPPOSITION NORD-SUD

Encore un exemple parmi les espèces forestières : le couple *Carpinus betulus* (Charme commun) — *Ostrya carpinifolia* (Charme-Houblon, Charme noir). Leur écologie est comparable : ils sont un élément essentiel des forêts collinéennes mésohygrophiles, mais la première espèce, dont l'aire occupe une grande partie de l'Europe occidentale et centrale, se trouve dans les Préalpes du Nord, du Dauphiné à la Styrie, et la seconde qui est une subméditerranéenne, dans les Préalpes du Sud, des Alpes ligures à la Carinthie. La figure II-5A donne deux exemples parmi les espèces herbacées.

Un nombre important de subméditerranéennes ont, comme les deux espèces de la figure II-5B, une aire limitée aux Alpes sud-occidentales (avec parfois, comme *Vitaliana primuliflora*, des stations dans les Préalpes sud-orientales), notamment une partie des caractéristiques des séries du Chêne pubescent (chapitre VI).

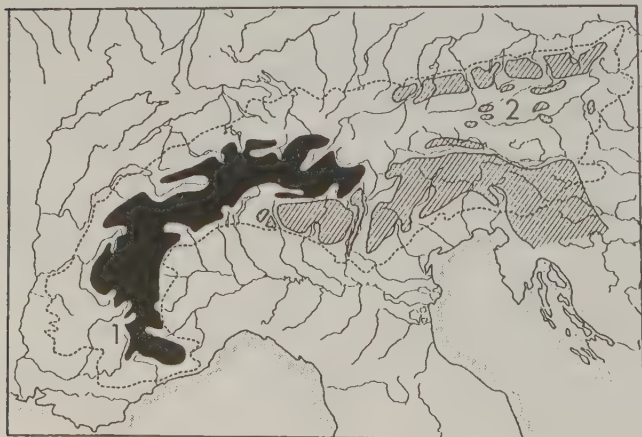


Fig. II-4. *Achillea nana* (1, en noir) est une silicicole intra-alpine et *A. clavennae* (2) une calcicole préalpine ; mais en outre la première est localisée à la moitié orientale, de sorte qu'elles apparaissent comme deux vicariantes.

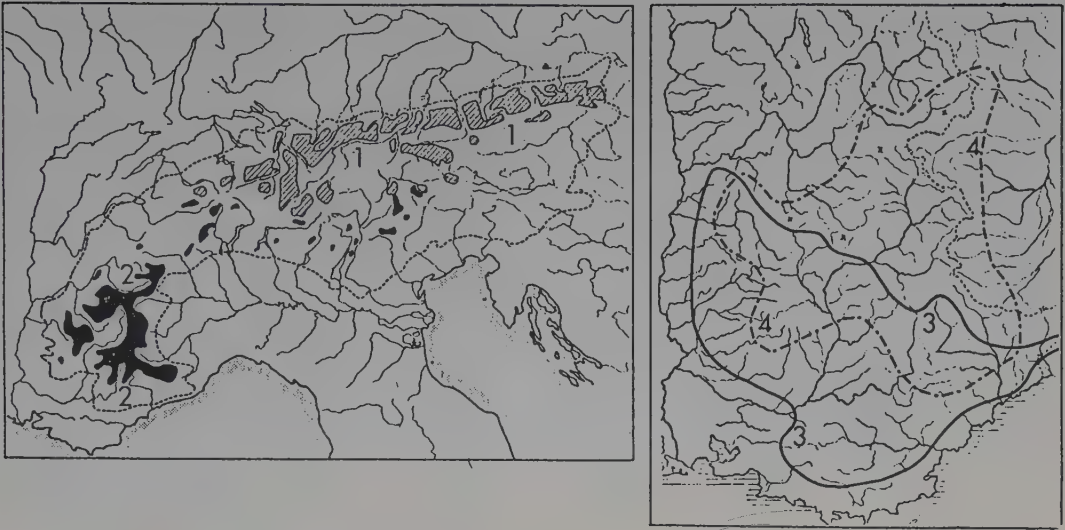


Fig.11-5. Exemples d'aires d'espèces localisées dans le Nord ou le Sud de la Chaîne. A gauche: 1, en hachures, *Saxifraga aphylla*, calcicole dans les Alpes nord-orientales; 2, en noir, *Vitaliana primuliflora*, calcicole abondante dans l'ensemble des Alpes sud-occidentales et diffusant dans une partie des Préalpes sud-orientales. A droite, deux espèces limitées aux Alpes sud-occidentales; 3, *Genista cinerea*, espèce subméditerranéenne limitée à la partie haut-provençale, et 4, *Ononis cenisia*, endémique.

Parmi les coupures floristiques que l'on peut établir dans la chaîne alpine, la plus nette semble être celle qui oppose les deux moitiés occidentale et orientale, de part et d'autre d'une ligne passant approximativement par les lacs de Constance et de Côme. A ce niveau l'axe intra-alpin présente d'ailleurs une forte constriction (voir fig. I-31). Comme on le verra ci-après à propos de l'endémisme, ces deux moitiés de la chaîne semblent s'être comportées comme deux centres distincts de diversification de la flore, séparés par une région centrale nettement moins riche ("Tessinerlücke" de Kerner et de Pampanini). Une coupure plus occidentale, sur la ligne

lac Léman-Aoste, a été parfois proposée (Vierhapper, Merxmüller, césure pennine-savoyarde de Favarger, 1972) mais paraît statistiquement moins fondée; par contre une seconde coupure assez nette, dont Wagner (1965) a montré l'importance, sépare les Alpes nord- et sud-occidentales sensiblement au niveau Valence-Turin et correspond en particulier à la limite nord de beaucoup d'espèces subméditerranéennes.

Ces trois grandes divisions, Alpes sud-occidentales, Alpes nord-occidentales jusqu'à l'Est de la Suisse, Alpes orientales, sont encore plus nettes lorsqu'on considère, non plus seulement la flore, mais les biocénoses.

D — Les étapes du peuplement : paléobiogéographie de la chaîne alpine

La mise en place de la végétation des Alpes résulte certainement d'une histoire très complexe, à l'image de celle de la chaîne elle-même. Nous pouvons, à titre de fil directeur pour la suite de cet exposé, la résumer ainsi :

1. Lors de la surrection de la chaîne, une flore orophile s'est peu à peu différenciée à partir de celle qui occupait l'Europe à l'époque correspondante, c'est-à-dire à partir d'une flore à prédominance subtropicale

jusqu'au miocène (1a), ensuite et certainement dans une proportion plus grande à partir de la flore tempérée qui a progressivement occupé le continent lors du refroidissement pliocène (1b) ; en outre un contingent important paraît être venu d'autres chaînes de montagnes plus orientales (1c).

2. Les glaciations quaternaires ont raboté tout cet ensemble, détruit le contingent thermophile, plus ou moins éliminé les espèces tempérées elles-mêmes ou les ont rejetées dans les territoires refuges situés pour l'essentiel dans l'avant-pays méridional. La succession de périodes glaciaires et inter-glaciaires a évidemment déterminé un important mouvement de va-et-vient répété de la flore, provoquant notamment la formation du contingent dit arctico-alpin.

3. Après la fin de la dernière glaciation, la chaîne a été recolonisée à partir de territoires refuges, les uns intra-alpins, les autres plus nombreux et plus vastes situés dans l'avant-pays et notamment dans le Nord des actuelles péninsules méditerranéennes.

Les exposés qui sont données classiquement de cette histoire de la flore alpine comportent beaucoup d'imprécisions et de contradictions. Les différentes phases ne sont pas toujours clairement séparées ; ainsi les contingents anté-glaciaires sont parfois confondus entre eux et leur importance relative n'est pas assez discutée. Le poids de la crise glaciaire et celui de la recolonisation post-glaciaire ont peut-être été exagérés et on peut se demander s'il est raisonnable d'imaginer une destruction quasi totale du tapis végétal alpin suivie d'une reconstitution en 15.000 ans seulement, en asservissant la description de faits biogéographiques qui ont dû être lents et continus à une échelle de temps logarithmique, que la psychologie du chercheur dilate au profit des époques les plus récentes sur lesquelles nous possédons le plus grand nombre de données.

1 — LA PHASE ANTE-GLACIAIRE

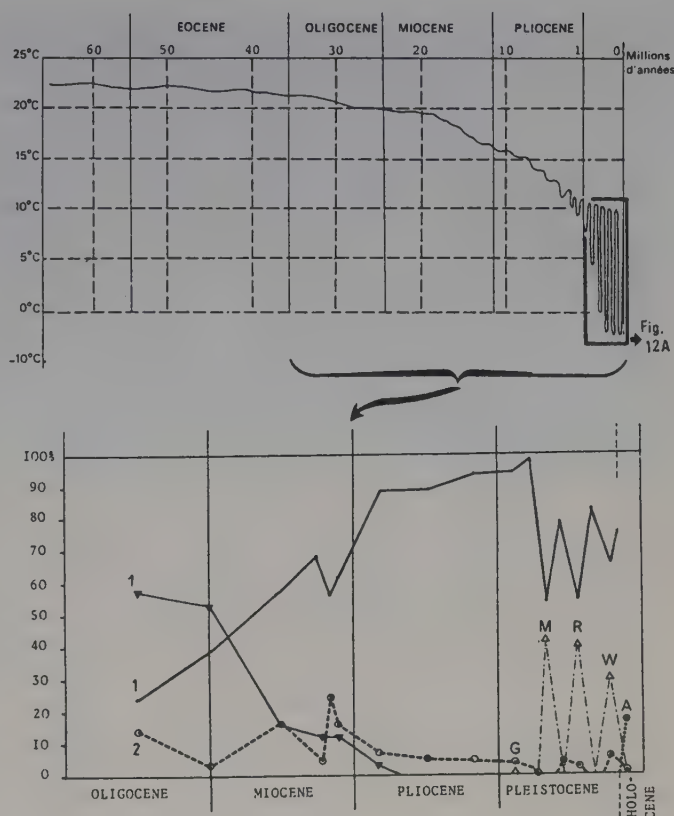
Une question préalable se pose : celle de l'époque de formation de la chaîne alpine. Il faut distinguer entre l'orogénèse en profon-

deur, qui n'intéresse le biogéographe que dans la mesure où les phénomènes tectoniques ont mis en place de grands ensemble lithologiques, et la surrection proprement dite, créatrice d'altitude et par conséquent d'une flore orophile. Schématiquement, on peut dire qu'après une phase de préparation tectonique Crétacé-Paléogène, les mouvements de surrection se sont échelonnés du Miocène au Pléistocène : ils sont donc contemporains du refroidissement de l'hémisphère Nord qui se produit progressivement depuis le milieu du Tertiaire (fig. II-6A). De ce fait la flore orophile s'est formée à partir d'une flore planitiaire qui devait à l'origine (au Miocène) comporter un mélange, ou une mosaïque, de végétation tropicale ou subtropicale (dite arcto-tertiaire) et de végétation tempérée, soit un paysage comme il s'en présente de nos jours dans le Sud-Est des U.S.A., une partie de la Chine, le revers Sud-Ouest du Caucase en Colchide.

a) Le contingent d'origine arcto-tertiaire

Au cours du Néogène, la proportion de la flore arcto-tertiaire en Europe moyenne a rapidement décru (fig. II-6B). Sa participation à la flore orophile des Alpes n'a jamais dû être prépondérante et il est inexact de supposer, comme beaucoup d'auteurs l'ont fait *a priori*, que cette flore est à l'origine de l'essentiel de la flore alpine anté-glaciaire, car s'il en était ainsi cette dernière devrait ressembler davantage à celle des actuelles montagnes intertropicales, avec lesquelles elle n'a au contraire rien en commun sauf la présence de quelques genres ; il est plus logique de penser que cette flore alpine s'est formée de préférence à partir des éléments tempérés du complexe miocène, mieux adaptés à coloniser les reliefs en formation. Il est certain que les glaciations ont dû jouer un rôle déterminant dans l'extinction du cortège arcto-tertiaire, le plus vulnérable au froid ; mais la faible importance qu'il est raisonnable de lui attribuer permet de penser que les faits de concurrence en auraient eu raison de toute façon. Si la permanence de certaines espèces thermophiles a été observée dans des dépôts interglaciaires, c'est surtout dans des stations planitiales de l'avant-pays.

Fig.II-6. A, variations présumées de la température moyenne annuelle au cours des ères tertiaire et quaternaire, pour l'Europe moyenne. Persistance, pendant les deux premiers tiers du Tertiaire, d'un climat tropical, puis baisse progressive de la température au cours du Miocène et du Pliocène, mettant en place le climat tempéré actuel; enfin grandes oscillations des glaciations de la fin du Pliocène et du Quaternaire. (Dans l'échelle des temps, le Quaternaire a été dilaté cinq fois et cette partie, encadrée ici, se trouve reproduite, agrandie, plus loin dans la figure II-12A). B, Variations relatives des différents cortèges géographiques dans la flore tertiaire de l'Europe centrale, d'après des sondages polliniques de Silésie et du Sud de la Pologne. 1, tropical et subtropical; 2, méditerranéen; 3, tempéré s.l.; G, M, R et W, arctique et arctico-alpin pendant les glaciations de Günz, Mindel, Riss et Würm; A, élément synanthrope holocène. (D'après Szafer 1961, in Walter et Straka, 1970).



Au cortège alpin de souche arcto-tertiaire on peut attribuer, parmi les végétaux ligneux, *Juniperus thurifera*, dont l'aire principale actuelle se trouve dans les montagnes centre-ibériques et sud-marocaines (fig. II-7 et II-8) ; il présente des colonies importantes dans les Alpes sud-occidentales où il semble s'être maintenu, pendant les glaciations, dans une partie des Préalpes sud-dauphinoises (chapitre VI, fig. 15). Un exemple, parmi les végétaux herbacés, est celui de *Berardia lanuginosa*, endémique des Alpes sud-occidentales dans les étages subalpin et alpin et considéré comme affine d'autres genres de Composées actuellement africains (cf. fig. II-28). Ce cas est à rapprocher de celui de *Borderea (Dioscorea) pyrenaica*, endémique des Pyrénées centrales calcaires, et de trois espèces de *Ramonda* également spéciales aux Pyrénées et aux montagnes balkaniques et seuls représentants européens de la famille tropicale des Gesnéracées (cf. fig. XII-4).



Fig.II-7. Aire générale de *Juniperus thurifera*.



Fig.II-8. Station protégée de *Juniperus thurifera* à St-Crépin (Hautes-Alpes, France). (cl. P. Ozenda).

b) Le contingent d'origine tempérée formé sur place

Dans l'ensemble des actuels territoires holarctiques, c'est-à-dire de la partie tempérée de l'hémisphère nord, s'est différenciée à partir d'un grand fond floristique aujourd'hui encore très homogène une série de flores orophiles portées par les différentes chaînes, et l'homogénéité de ce fond explique en grande partie la parenté actuelle des flores des montagnes européennes, nord-asiatiques et nord-américaines, l'autre partie s'expliquant par les migrations dont il sera question plus loin en c. En ce qui concerne les chaînes de l'Europe centrale et méridionale, cette différenciation a dû conduire à la formation d'un grand ensemble orophile, dépassant beaucoup le cadre géographique des Alpes et que l'on ne peut étudier qu'en se plaçant à l'échelle continentale, c'est-à-dire en considérant tout l'ensemble que nous avons appelé (Ozenda, 1981) système pan-alpin et qui va des Pyrénées au nord des Balkans. Peut-être d'ailleurs ce système montagneux était-il plus massif, moins disséqué qu'aujourd'hui.

Il faut distinguer plusieurs "rameaux", correspondant à la formation de sous-ensembles orophiles à partir de plusieurs régions floristiques différentes. En simplifiant, il faut séparer au moins deux cas :

— le contingent holarctique proprement dit, formé à partir de la flore non méditerranéenne. On peut prendre comme exemple *Juniperus communis* ssp. *alpina*, sous-espèce qui s'est manifestement formée à partir du Genévrier commun dont elle est aujourd'hui assez bien différenciée du point de vue morphologique et écologique (fig. II-9). L'existence, dans les montagnes périméditerranéennes, de formes prostrées de *Juniperus communis*, qui sont des accommodats ou des sous-espèces en voie d'isolement (*Juniperus hemisphaerica*), montre que ce processus doit encore se poursuivre actuellement, comme dans d'autres genres (*Anthoxanthum*, *Biscutella*) où une même espèce est présente depuis la plaine jusqu'en haute altitude sous une apparente homogénéité morphologique, mais avec un début de différenciation de races chromosomiques. A ce contingent tempéré, formé sur place à mesure que se soulevait la chaîne, on peut avec Walter et Straka attribuer par exemple les espèces suivantes (*echte Alpenelemente*, *alpigene Arten*) : *Arabis caerulea*, *Viola calcarata*, *Gentiana bavarica*, *Valeriana supina*, *V. saxatilis*, *Cirsium spinosissimum* ; et naturellement d'autres, beaucoup plus nombreuses, que les Alpes ont en commun avec les Carpates, les Pyrénées, les Mittelgebirge.



Fig.11-9. Les-sous espèces de *Juniperus communis* et leur aire européenne. C, ssp. *communis*, cosmopolite en plaine et moyenne montagne, à aiguilles plus longues que le fruit et étalées; A, ssp. *alpina* (= *Juniperus nana*, *J. sibirica*), subalpine, à aiguilles courtes, larges et appliquées (d'après Schröter, et d'après Atlas Florae europae).

— le contingent méditerranéen, auquel on rattache notamment les espèces alpines de *Campanula*, *Silene*, *Dianthus*, *Iberis*, *Hutchinsia*, *Petrocallis*, *Erinus*, *Horminum*, *Globularia*, *Linaria*, *Sempervivum*. C'est peut-être en partie l'origine du foisonnement des endémiques dans les massifs calcaires des Alpes du Sud, tant orientales qu'occidentales (fig. II-10 et II-23).

c) Les apports par migration

La flore de la chaîne s'est continuellement enrichie d'apports provenant d'autres chaînes (ou plus généralement d'autres régions froides) ; la réciproque, c'est-à-dire l'apport des Alpes à ces autres chaînes ou régions, étant également vraie.

Le fait fondamental paraît être la parenté avec les montagnes tempérées centro-asiatiques. Ainsi dans l'actuelle flore supra-forestière de la Suisse, les espèces communes avec ces montagnes représentent une proportion de 30 %. Des genres comme *Primula*, *Pedicularis*, *Gentiana*, *Saussurea*, dont le maximum de diversification actuelle se situe dans ces montagnes asiatiques, ont certainement fourni une part importante des migrations.



Fig.11-10. Un exemple d'élément alpin de souche probablement mésogéenne: distribution périméditerranéenne actuelle des *Senecio* du groupe *incanus*. In, *Senecio incanus* s. str., ouest-alpin; Is, *S. insubricus*, centro-alpin; C, *S. carniolicus*, est-alpin (pour ces trois espèces, voir aussi fig. II-20); L, *S. leucophyllus*, Massif Central et Pyrénées orientales; B, *S. boissieri*, Sierra nevada; G, *S. gallerandianus*, Kabylie orientale (d'après Barbéro).

Toutefois, si l'existence de ce vaste système montagneux et la position des Alpes dans une pointe du bloc eurasiatique suggèrent l'importance de ce phénomène de migration (fig. II-11), certaines difficultés se présentent. D'une part ces chaînes ne sont pas tout à fait sous la même latitude que les Alpes (et d'ailleurs la position des pôles a légèrement



Fig.II-11. Migrations d'espèces alpines à partir des montagnes centre-asiatiques.

varié) et il n'est donc pas certain que leur flore ait été absolument comparable. D'autre part et surtout, des étendues importantes de plaines les séparent des chaînes européennes et on voit mal comment pouvait se faire la migration de plantes d'altitude à travers des régions dont une partie était encore soumise à un climat subtropical. Pour tourner cette difficulté, on a fait l'hypothèse (Favarger) que ce ne sont pas ces espèces elles-mêmes qui se sont déplacées, mais des ancêtres ayant une biologie comparable à celle des actuelles plantes collinéennes qui ont pu suivre des reliefs moins importants : ce serait le cas des grandes *Gentianes* du type *Gentiana lutea*, qui auraient alors donné, par différenciation *in situ*, naissance aux autres sections du genre *Gentiana* simultanément dans les différentes chaînes.

D'autres migrations sont certainement venues du Nord et cela même avant les glaciations. Leur existence est attestée par la distribution dite **alpino-nordique** d'espèces comme les suivantes : *Cryptogramme crispa*, *Nigritella nigra*, *Pulsatilla vernalis*, *Ajuga pyramidalis*, *Euphrasia minima*. Leur cheminement a pu se faire de la même façon que les espèces orientales, par l'intermédiaire d'ancêtres de moyenne montagne progressant par exemple le long des chaînes hercyniennes.

D'autres origines sont plus aléatoires. L'existence d'espèces planitiales à distribution amphiatlantique, c'est-à-dire présentes en Amérique du Nord et en Europe occidentale, suggère que des plantes de montagne ont pu également progresser par d'anciens ponts atlantiques et s'échanger d'un continent à l'autre.

2 — LA CRISE GLACIAIRE

Les glaciations européennes, et par conséquent alpines, sont considérées comme **au nombre de six** et d'une durée totale d'un million d'années environ (fig. II-12). Elles ont été séparées par des **phases interglaciaires**, et en outre chacune d'elles a comporté plusieurs périodes alternant avec des rémissions dites **interstades**. La période qui sépare notre époque actuelle de la dernière glaciation est de seulement 18.000 ans environ ; rien ne prouve qu'elle marque la fin des temps glaciaires et ne soit pas seulement un interglaciaire ou même un simple interstade. Seules les deux dernières glaciations, celles de **Riss** et de **Würm**, ont laissé dans les Alpes des traces très nettes (fig. II-13). La dernière semble avoir été un peu moins importante, les moraines würmiennes étant en retrait par rapport aux moraines rissiennes. On a longtemps considéré que la chaîne avait été recouverte pendant les

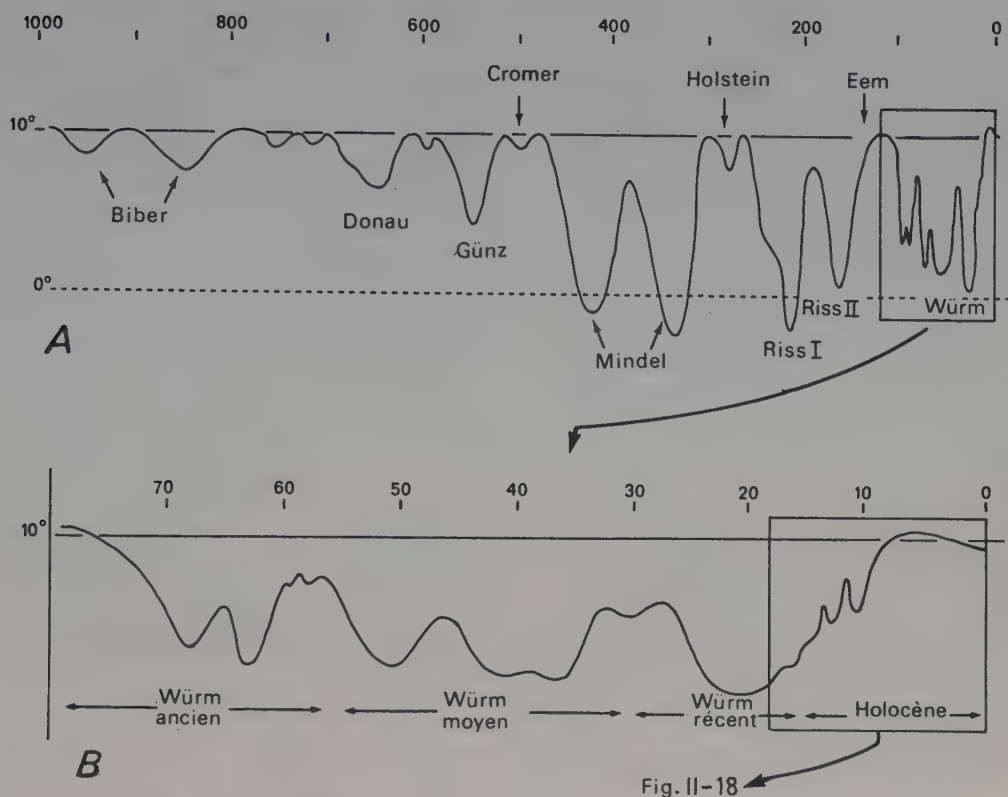


Fig. 11-18

Fig. 11-12. Variations présumées de la température moyenne annuelle au cours des glaciations. Temps en milliers d'années. A, pendant l'ensemble des glaciations (suite de la fig. 11-6). La partie encadrée correspondant à la glaciation würmienne est à son tour agrandie en B. La partie encadrée en B sera agrandie dans la figure 11-18, plus loin (adapté d'après Wollstedt, in Walter et Straka).

paroxysmes glaciaires d'une calotte laissant seulement à nu quelques îlots, qui ont pu servir de refuge à la flore, et désignés du terme scandinave "nunataks" ; il est maintenant plus généralement admis que le paysage alpin devait être celui de gigantesques glaciers de vallées laissant subsister entre eux d'importants reliefs, comme actuellement en Islande par exemple, de sorte que des territoires refuges intra-alpins ont pu être beaucoup plus importants que les nunataks supposés. Deux autres appareils glaciaires importants se trouvaient dans les Pyrénées et le Caucase ; en revanche la glaciation des autres montagnes sud-européennes paraît avoir été limitée. Une grande calotte recouvrait le Nord de l'Europe ; entre elle et les systèmes glaciaires montagneux s'étendait, d'après les reconstitutions faites, un paysage semblable aux

toundras arctiques actuelles, passant progressivement vers l'Est à une steppe froide.

Ces glaciations ont eu sur le tapis végétal des Alpes, dont la différenciation était déjà très avancée, un effet perturbateur dont les principaux aspects ont été :

- la destruction de la quasi-totalité du contingent arcto-tertiaire ;
- le refoulement de la plus grande partie du contingent d'origine tempérée dans les territoires refuges, péri-alpins ou intra-alpins, et corrélativement le morcellement des aires de nombreuses espèces ;
- l'accroissement considérable du flux d'échanges floristiques avec les autres chaînes de montagne, ainsi qu'avec les régions septentrionales.

Ce dernier point est particulièrement important parce qu'il s'y rattache la question des plantes dites arctico-alpines. Le refroidissement général du continent a entraîné, comme il est rappelé ci-dessus, l'installation dans les plaines de l'Europe moyenne d'une flore froide, probablement d'origine multiple, où devaient coexister des éléments venus de l'Est et notamment du grand réservoir sibérien, d'autres chassés du Nord d'une part et des montagnes alpines d'autre part par les glaciations. Lors de chaque réchauffement interglaciaire, et probablement aussi dans une certaine mesure lors de chaque interstade, cette flore froide planitiaire se trouvait refoulée par le réchauffement et la remontée de flores thermophiles plus méridionales ; elle se déplaçait alors vers des "territoires refuges froids", soit vers le Nord, en avant du front glaciaire septentrional, soit en altitude dans les Alpes et les autres chaînes (y compris naturellement les massifs asiatiques). Ainsi s'explique facilement la présence actuelle d'espèces à aires disjointes dont la répartition principale est subarctique-nordique mais qui présentent des aires secondaires dans les Alpes et les autres hautes chaînes. Ces arctico-alpines, ou arctico-alpino-altaïques, sont nombreuses : le seul groupe des Ptéridophytes européennes en compte près de 10 %, et des genres comme *Saxifraga* une proportion beaucoup plus forte. Certaines espèces présentent dans les plaines de l'Europe du Nord des stations intermédiaires, actuelles ou fossiles récentes, qui attestent la continuité ancienne de leur aire, comme *Dryas octopetala* (fig. II-14). D'autres, comme les *Salix*

de la figure II-21 ont différencié de part et d'autre, nord et montagnes, des taxons vicariants.

Aux arctico-alpines, qui vivent actuellement en altitude dans la chaîne, on peut rattacher les survivances de flores froides dans les niveaux inférieurs et parfois même dans l'avant-pays : présence de *Rhododendron ferrugineum*, du lichen *Cetraria cucullata* à 660 m. en Styrie (A. Zimmermann), du même *Rhododendron* entre 850 et 1.000 m. sur de gros éboulis humides dans les Alpes ligures orientales (Orsino, 1972) ; marais à *Carex diandra* et *Salix repens* au Roc de Chère près d'Annecy (Guinier, 1906 - Klötzli, 1970).

Cependant ce schéma habituel des arctico-alpines appelle d'importantes retouches.

Si le domaine subarctique était l'origine principale de ces espèces, comme on l'admet souvent plus ou moins implicitement, il serait aujourd'hui plus riche et plus diversifié qu'il ne l'est et comporterait davantage d'endémiques, alors qu'au contraire la pauvreté et l'uniformité de sa flore font plutôt penser à une flore résiduelle en position marginale. Il est beaucoup plus probable que dans des genres comme *Primula*, *Pedicularis*, qui comprennent des centaines d'espèces dans les montagnes asiatiques mais quelques dizaines seulement dans les montagnes européennes et moins encore dans l'Europe du Nord, ces dernières sont des orophiles qui ont suivi le retrait des glaciers et sont donc, non pas des arctico-alpines comme dans les genres *Carex* ou *Salix*, mais au contraire des alpino-arctiques. Ainsi, parmi 420 espèces d'altitude qui constituent d'après Brockmann-Jerosch la flore culminale des Alpes suisses, les *Primulacées* comptent, au contraire des genres *Carex* et *Salix* par exemple, une faible proportion

Fig. II-13. L'Europe et les Alpes pendant les glaciations quaternaires.

A - En Europe. Le trait fort représente l'extension des glaciers du Würm; d'une part une calotte recouvrait les îles britanniques, la Scandinavie et les pays Baltes, d'autre part des calottes plus petites couvraient les Pyrénées, les Alpes et le Caucase; des glaciations plus réduites, comme celles qui ont touché quelques massifs des Carpates, n'ont pas été représentées ici. Le Sud-Est de l'Europe était occupé par un climat de steppe, dont les témoins persistent sous forme de dépôts de loess et qui était séparé des calottes glaciaires par une zone de toundra. Dans le Sud de l'Europe, les régions hachurées figurent les territoires qui ont pu servir de refuge aux flores tempérées et chaudes pendant les glaciations.

La glaciation rissienne avait été plus importante encore et la calotte scandinave s'avancait jusqu'à la ligne figurée par des croix; de même la glaciation de la chaîne des Alpes.

B - Dans les Alpes (d'après Merxmüller, 1963, modifié). 1, limite de la glaciation de Riss; 2, limite de la glaciation de Würm; 3, limite de la chaîne alpine; 4 et 5, en noir, reliefs non glacés ayant pu servir de territoires de refuge à la flore de montagne; 4, refuges dans la chaîne ("nunataks"); 5, grands refuges externes (Jura, Alpes sud-occidentales, Apennin du nord, région illyrique).



Fig.11-14. Deux espèces arctico-alpines.

1) *Betula nana*, à aire principale arctique et subarctique (en grisé), et qui n'est représenté en Europe centrale et méridionale que par des stations relictuelles isolées (points).

2) *Dryas octopetala*, dont l'aire recouvre la plupart des chaînes (en grisé), de la Scandinavie aux Balkans, mais dont on connaît des stations fossiles (points), dans les plaines intermédiaires.

d'espèces représentées dans l'Arctique et le Subarctique :

	Total	dont : arctiques s.l.
<i>Primula</i>	8	1
<i>Androsace</i>	8	1
<i>Carex</i>	24	13
<i>Salix</i>	12	8

Une étude précise montrerait probable-

ment que ce cas est en réalité plus important que celui des vraies arctico-alpines.

En outre, il est possible, suivant une hypothèse formulée par Tolmatchev, que ces espèces à aires disjointes se soient en réalité formées sur les bords d'un complexe planitiaire froid d'origine sibérienne, qui aurait ainsi différencié, du côté du Nord et du côté des hautes chaînes, des taxons identiques d'origine polygénique ou des vicariants très voisins, les deux stocks ainsi formés pouvant d'ailleurs avoir subi des échanges durant les vicissitudes des époques glaciaires.

3 — LE REPEUPLEMENT POST-GLACIAIRE

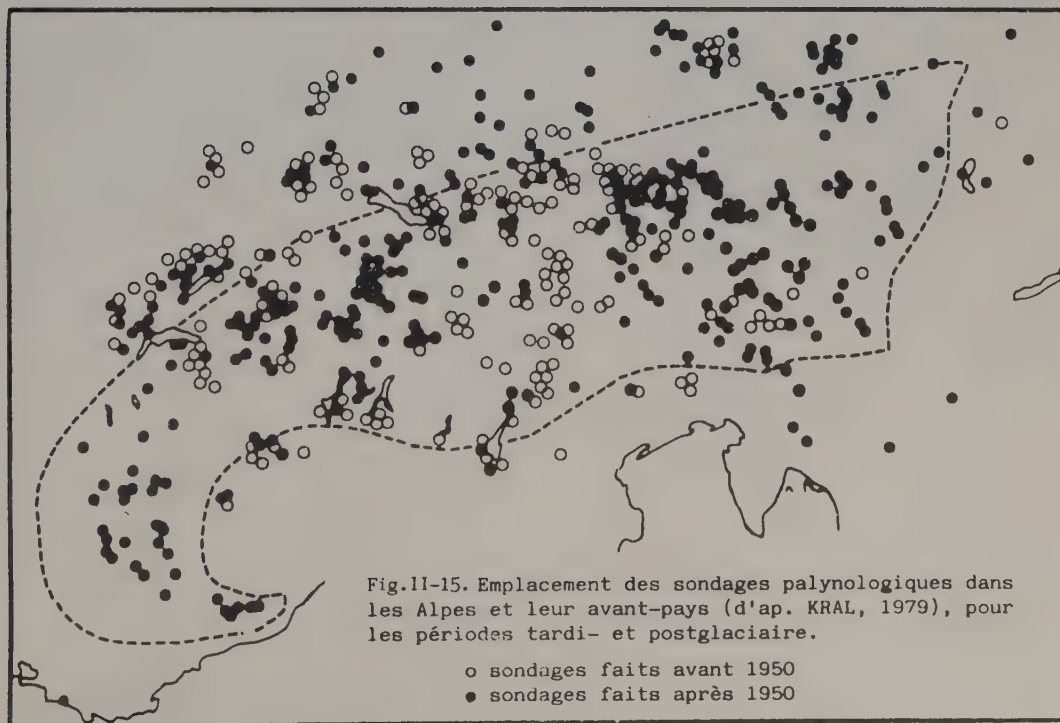
L'histoire de la végétation au cours de la période dite Postglaciaire, qui a suivi la fin de la glaciation würmienne et dont la durée est de 18.000 ans environ, nous est connue, dans les Alpes comme ailleurs, essentiellement par l'étude palynologique des sédiments de tourbières et dans une moindre mesure par des macro-restes (empreintes de feuilles, charbons de bois liés aux activités humaines).

Dans la chaîne alpine et dans son avant-pays, cette connaissance est très inégale. Elle est beaucoup plus avancée dans les Alpes centrales et orientales, où les tourbières sont nombreuses (notamment sur les plateaux peu inclinés, mal drainés, à nombreux dépôts morainiques et à climat humide des Préalpes nord-orientales) et où les études étaient déjà activement poussées au début du siècle ; dans les Alpes occidentales par contre, les sites

d'étude sont plus rares et les travaux les plus importants sont très récents (fig. II-15).

D'importantes mises au point ont été données par Frenzel et coll. (1969) et Kral (1979) pour les Alpes orientales, Wegmüller (1977) pour les Alpes nord-occidentales et De Beaulieu (1978) pour les Alpes sud-occidentales.

L'étude palynologique a permis notamment de suivre la progression des principales espèces forestières au cours de cette période et de dresser des cartes de répartition de ces espèces pendant les diverses phases, ainsi que de reconstituer les trajets de migration post-glaciaire (fig. II-16 et II-17). La question des courants migratoires a fait l'objet de nombreux travaux qui ont permis de retrouver ces trajets suivis par des contingents d'espèces se déplaçant suivant les mêmes voies et peut-être plus ou moins en synchronisme, par exemple les remontées vers le Nord, après la dernière glaciation, d'espèces thermophiles actuellement infiltrées dans les Alpes nord-



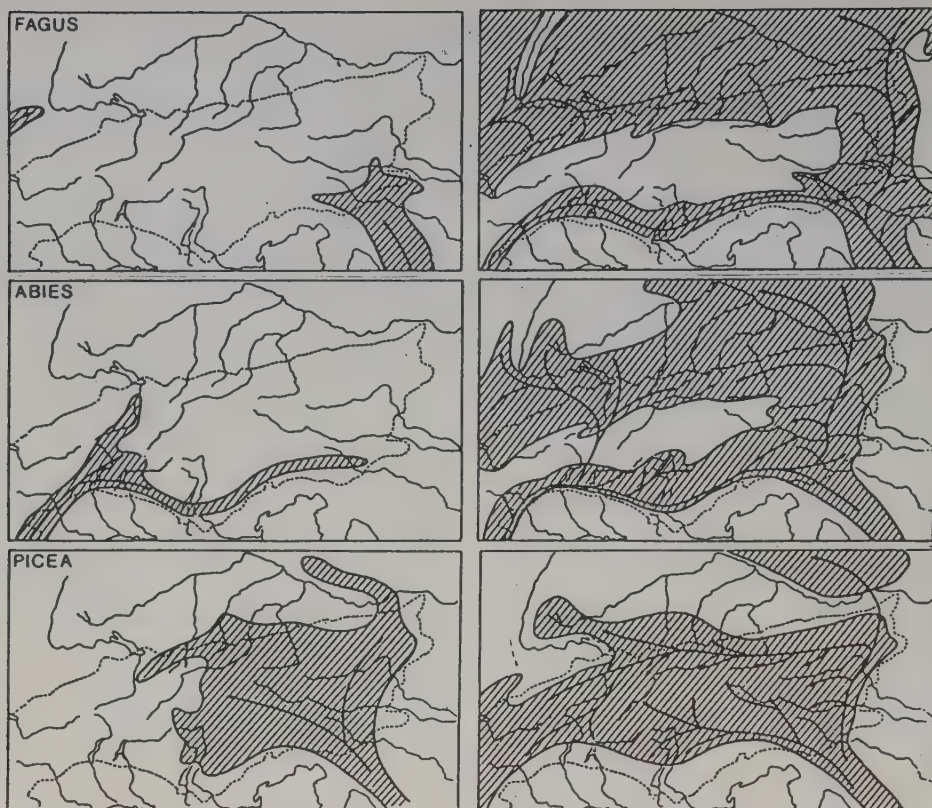


Fig. 11-16. Migration post-glaciaires de l'Epicéa, du Sapin et du Hêtre dans les Alpes (d'après Kral, simplifié). A gauche, extension et trajets probables de migration au Boréal; colonne de droite, situation du Subatlantique.

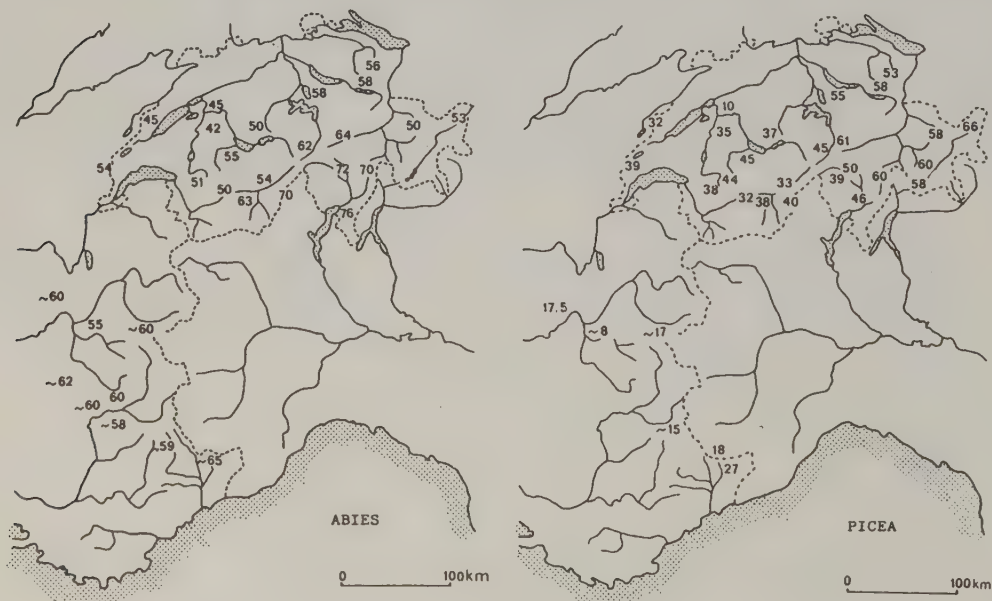


Fig. 11-17. Dates d'apparition du Sapin et de l'Epicéa dans les diagrammes polliniques des Alpes occidentales, en nombre de siècles B.C. (d'après WEGMULLER, 1977). Le retard de l'Epicéa est (en moyenne) de quelques siècles seulement en Suisse centrale, de 15 siècles en Suisse occidentale, de trois à quatre millénaires dans les Alpes françaises où il fait en outre défaut dans les massifs externes. Progression du Sapin du Sud, de l'Epicéa, de l'Est.

occidentales en ayant franchi les cols du Dauphiné (Vidal et Offner) ou en Carinthie après être passées à travers les cols des Karawanken (*südliche Einstrahlungen* de Hartl, 1970).

Les déplacements en altitude des principaux types forestiers ont également pu être reconstitués, mais seront exposés seulement plus loin, dans le chapitre IV, après l'étude de la disposition actuelle des étages de végétation (fig. IV-5).

D'une manière encore plus synthétique, la comparaison de la répartition des différentes espèces a permis d'évaluer indirectement

les paramètres climatiques et leurs variations au cours du Postglaciaire, d'estimer notamment les températures moyennes, de montrer qu'une période plus chaude que l'actuelle avait eu lieu entre 6.000 et 4.000 ans environ avant J.C. et que, en relation avec ces variations de température, la limite supérieure des forêts s'était progressivement élevée pendant les deux premiers tiers du Postglaciaire pour redescendre légèrement au cours des cinq ou six derniers millénaires. La figure II-18 montre ces variations en fonction des deux types de chronologie habituellement utilisés (périodes désignées par des noms ou par des chiffres romains) et de la chronologie absolue établie par les radio-datages au carbone 14.

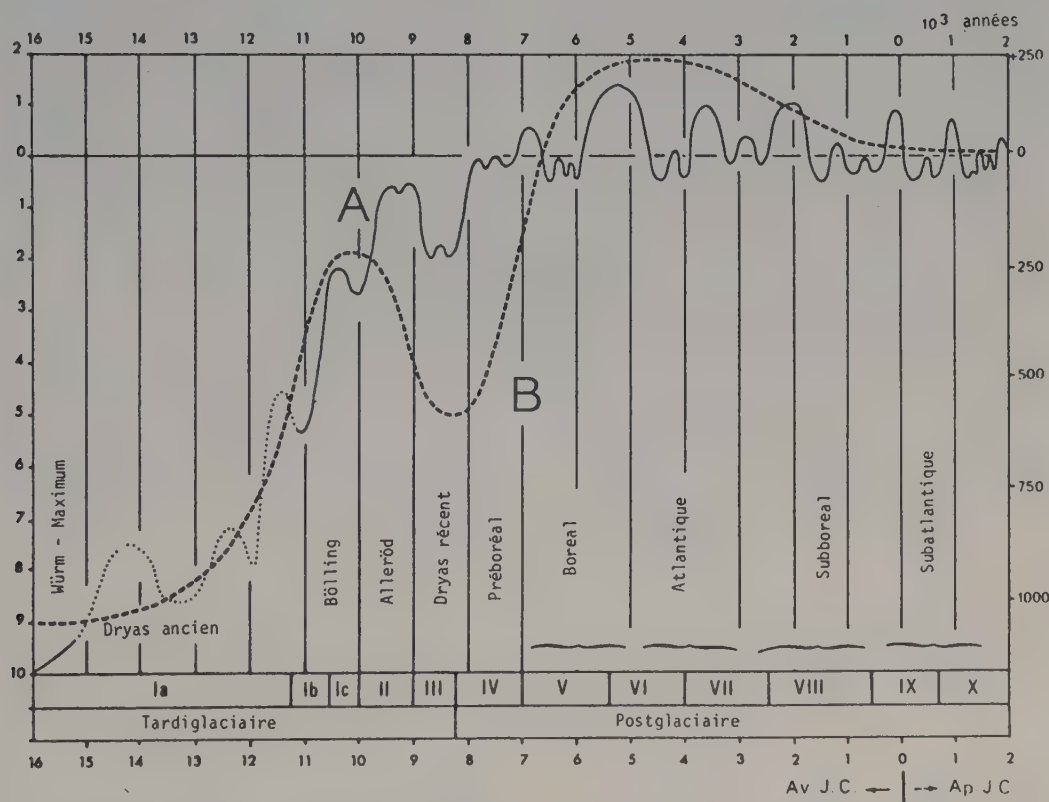


Fig.11-18. Variations estimées de la température moyenne estivale par rapport à la température actuelle (notée ici 0) en Europe centrale (courbe 1) et variations estimées de la limite supérieure des forêts dans les Alpes (courbe 2, en tirets). A la partie inférieure, les chiffres romains correspondent à la chronologie de Firbas; la dernière ligne, à la chronologie absolue par radiodatage, en milliers d'années; échelle des températures, de -10° à $+12^{\circ}$, à gauche; échelle des variations d'altitude de la limite supérieure des forêts, à droite, de -1000 m au-dessous du niveau actuel à $+250$ m au moment du maximum thermique subboréal.

4 — LES MOUVEMENTS ACTUELS

La mise en place post-glaciaire se poursuit naturellement, de nos jours. Certaines espèces ont une distribution altitudinale très vaste, de la plaine à l'étage subalpin, qui fait penser à une remontée récente et qui se traduit souvent, mais pas toujours, par une simple différenciation chromosomique qui ne s'est pas encore explicitée dans le phénotype : *Anthoxanthum odoratum*, tétraploïde, a pour vicariant d'altitude *A. alpinum* diploïde qui ne s'en distingue morphologiquement que par de minimes différences dans les gaines foliaires, les limbes et les glumes (Teppner, 1969). Réciproquement, des espèces de la chaîne alpine descendent en plaine, soit par une diffusion lente, soit par entraînement mécanique des semences par les torrents ; ces espèces dites "déalpines" ont fait l'objet depuis une vingtaine d'années d'observations nombreuses et de listes synthétiques (Thorn, 1957 — Schönfelder, 1968 — Zimmermann, 1972). Les moindres changements de climat semblent avoir leur répercussion, accessible à une observation fine : ainsi le léger réchauffement qui se produit depuis un siècle et que met en évidence le recul considérable des glaciers alpins a provoqué aussi une élévation des limites altitudinales extrêmes de la flore vasculaire, entraînant un enrichissement de l'étage nival, comme l'on montré des observations échelonnées sur plusieurs décennies de Braun-Blanquet et de Gams (voir chapitre IX, B2). Ce récent recul des glaciers, en dégageant des moraines que la

végétation colonise, nous permet d'avoir, à échelle réduite, une idée de ce qu'a pu être la recolonisation post-glaciaire.

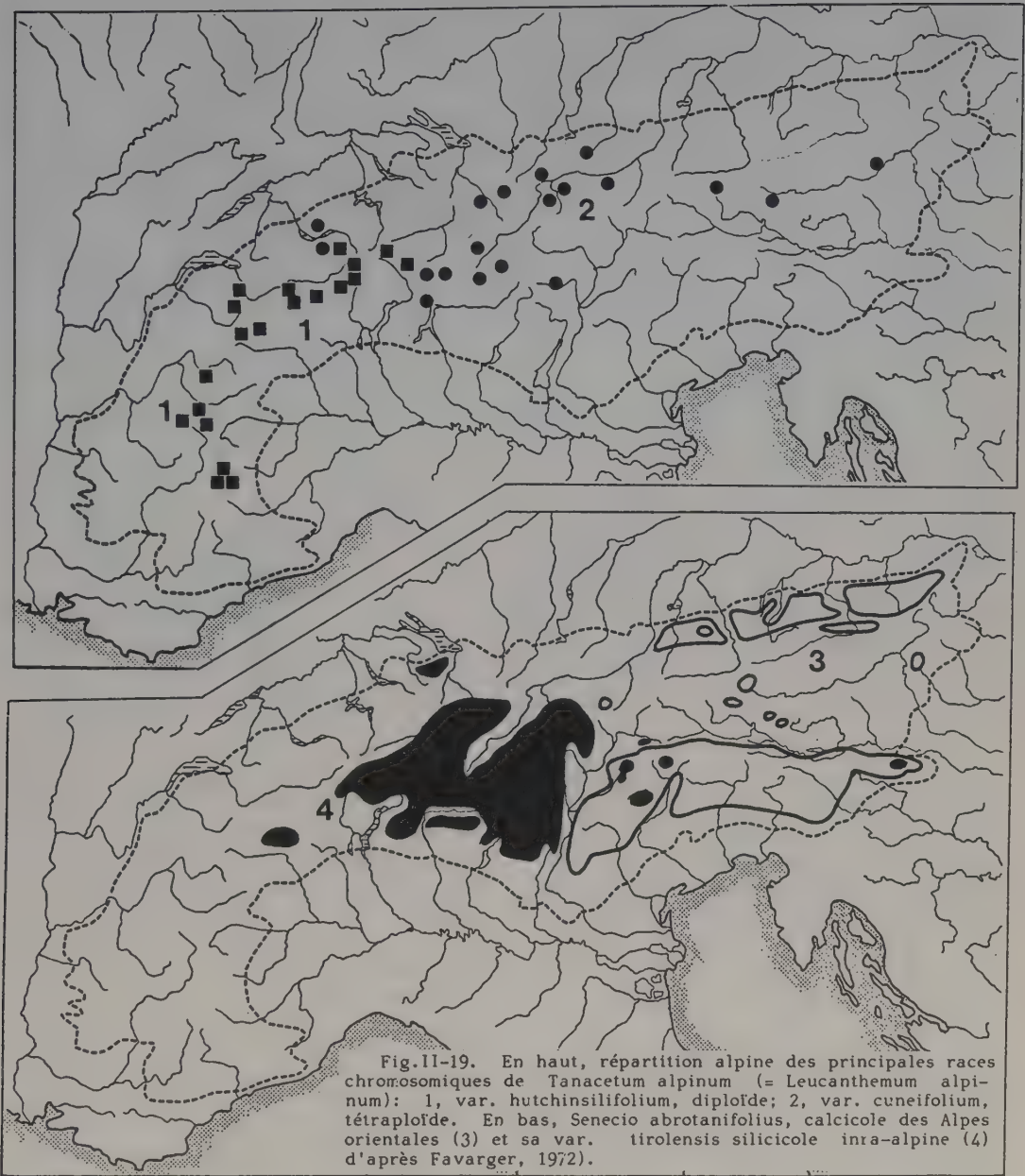
5 — LE POIDS RELATIF DES DIFFÉRENTS CONTINGENTS

A défaut d'une liste synthétique et critique de l'ensemble de la flore de la chaîne alpine, il est actuellement impossible d'évaluer la part relative qu'il faut attribuer aux contingents des diverses origines étudiées ci-dessus. Seules des statistiques partielles ont été effectuées. L'une d'elles, très classique, est due à Jerosch et porte sur 420 espèces constituant la flore de haute altitude, alpine s.str. et nivale, de Suisse. L'élément thermophile arcto-tertiaire en est totalement absent. Le contingent tempéré formé *in situ* est largement majoritaire avec 15 % d'espèces propres aux Alpes et 38 % communes aux hauts sommets des Pyrénées, des Alpes et des Carpates. Par ordre d'importance, le contingent arctico-alpin s.l. vient ensuite avec 30 % des espèces, dont 8 % d'arctico-alpines et 22 % d'arctico-alpines altaïques. Les immigrantes seraient au nombre de 9 %, dont 4 % de nordiques-alpines et 5 % d'altaïques-alpines ; toutefois il est évident que la distinction avec l'élément arctico-alpino-altaïque ne peut être établie clairement et qu'une partie de celui-ci serait en réalité à ajouter à ces 5 %. Enfin, cette flore d'altitude compte tout de même 7 % d'espèces planitiales ou de biologie ubiquiste.

E — Les voies de la spéciation

On appelle **spéciation** l'ensemble des processus qui aboutissent à la formation et à l'isolement systématique des espèces. En ce qui concerne la flore alpine, elle peut être due à différentes causes : bien évidemment à l'action du climat de montagne qui a conduit à la formation d'espèces orophiles à partir du stock planitiaire de l'avant-pays (notamment

par formation de polyploïdes) mais aussi ensuite, à l'intérieur de cette flore orophile, au jeu de **mécanismes génétiques** notamment au sein de petites populations isolées (hybridations entre les différents niveaux de ploïdie, aneuploïdie). Les phénomènes de spéciation, et plus généralement de modifications taxonomiques en relation avec l'écologie, forment



une discipline appelée maintenant génécologie, encore peu avancée en ce qui concerne les flores de montagne, mais qui pourrait grandement bénéficier de l'apport de l'étude de celles-ci.

L'étude comparée des aires de répartition des plantes alpines, et le cas échéant celle de leur garniture chromosomique, montre les différents niveaux de la spéciation (fig. II-19 et II-20).

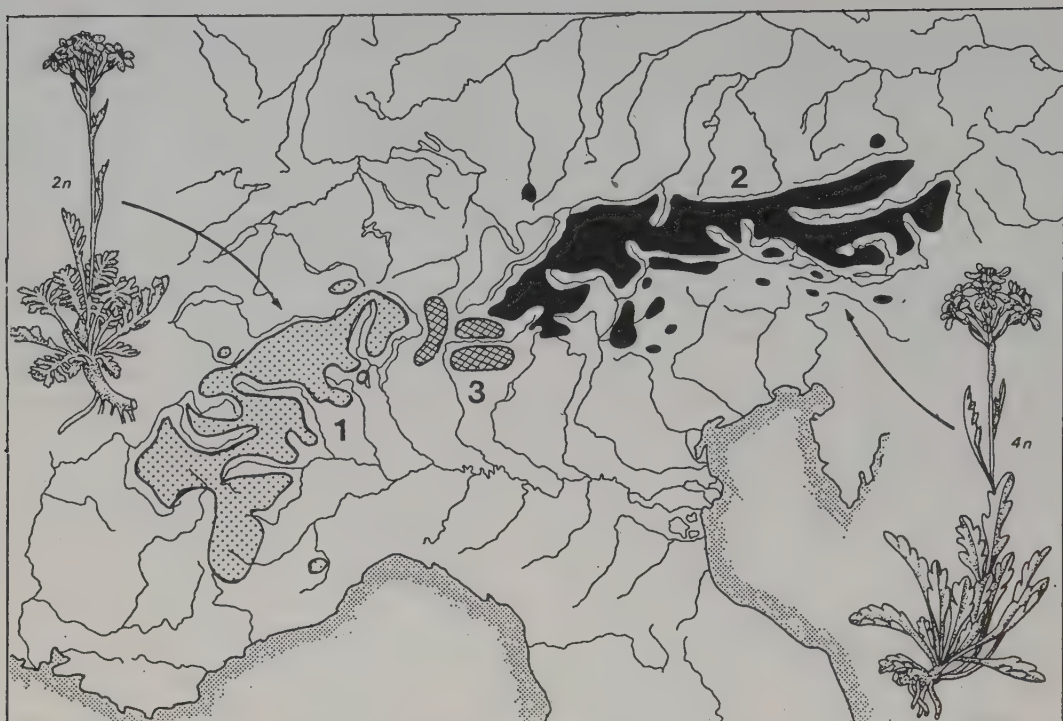


Fig. II-20. La différenciation des sous-espèces de *Senecio incanus* dans les Alpes: 1, ssp. *incanus*, diploïde; 2, ssp. *carniolicus*, tétraploïde; 3, ssp. *insubricus* (d'après Merxmüller, 1952, modifié).

a) Niveau variétal. Dans certaines espèces morphologiquement homogènes, l'étude caryologique montre cependant des populations géographiquement distinctes : *Bupleurum ranunculoides* est diploïde dans le Sud de la chaîne, tétraploïde dans le Nord. Ces différences peuvent se traduire dans la morphologie par la distinction de variétés, comme chez *Tanacetum* (*Leucanthemum*) *alpinum* (fig. II-19A).

b) Les variétés ainsi apparues peuvent présenter des différences écologiques, c'est-à-dire constituer des écotypes : ainsi *Senecio abrotanifolius* typique est une calcicole des Préalpes orientales tandis que sa variété *tirolensis* occupe l'axe intra-alpin dans les Alpes centrales (fig. II-19B). Une espèce très voisine, *Senecio adonidifolius*, s'est différenciée dans le Massif Central français et les Pyrénées. *Myosotis alpestris* a différencié deux écotypes, un diploïde ($2n = 24$) silicicole, dans les combes à neige et les éboulis, un tétraploïde ($2n = 48$) dans une partie des prairies subalpines sur calcaire (S. Blaise).

c) Niveau subs spécifique. Toujours parmi les Seneçons, l'espèce collective *Senecio incanus* se sépare en une forme diploïde ssp. *incanus* dans les Alpes occidentales, et ssp. *carniolicus*, tétraploïde dans les Alpes orientales ; les deux sous-espèces ont la même écologie. Une troisième sous-espèce, ssp. *insubricus*, est localisée dans une partie des Alpes centrales (fig. II-20).

De même, *Valeriana celtica* se dédouble en deux sous-espèces, ssp. *celtica* tétraploïde (96) à l'Ouest et ssp. *pennina* diploïde (48) à l'Est de la chaîne ; ici les deux taxons sont géographiquement assez éloignés et on remarquera en outre que c'est l'occidental qui est tétraploïde.

d) Niveau spécifique. Le genre *Iberis* a différencié par exemple dans les Alpes sud-occidentales trois espèces très voisines, toutes à $2n = 18$, endémiques de régions différentes : *Iberis Candolleana*, du Vercors au Ventoux, *I. aurosica*, de l'Aurouze à la Tinée, et *I. nana*, dans les Alpes ligures.

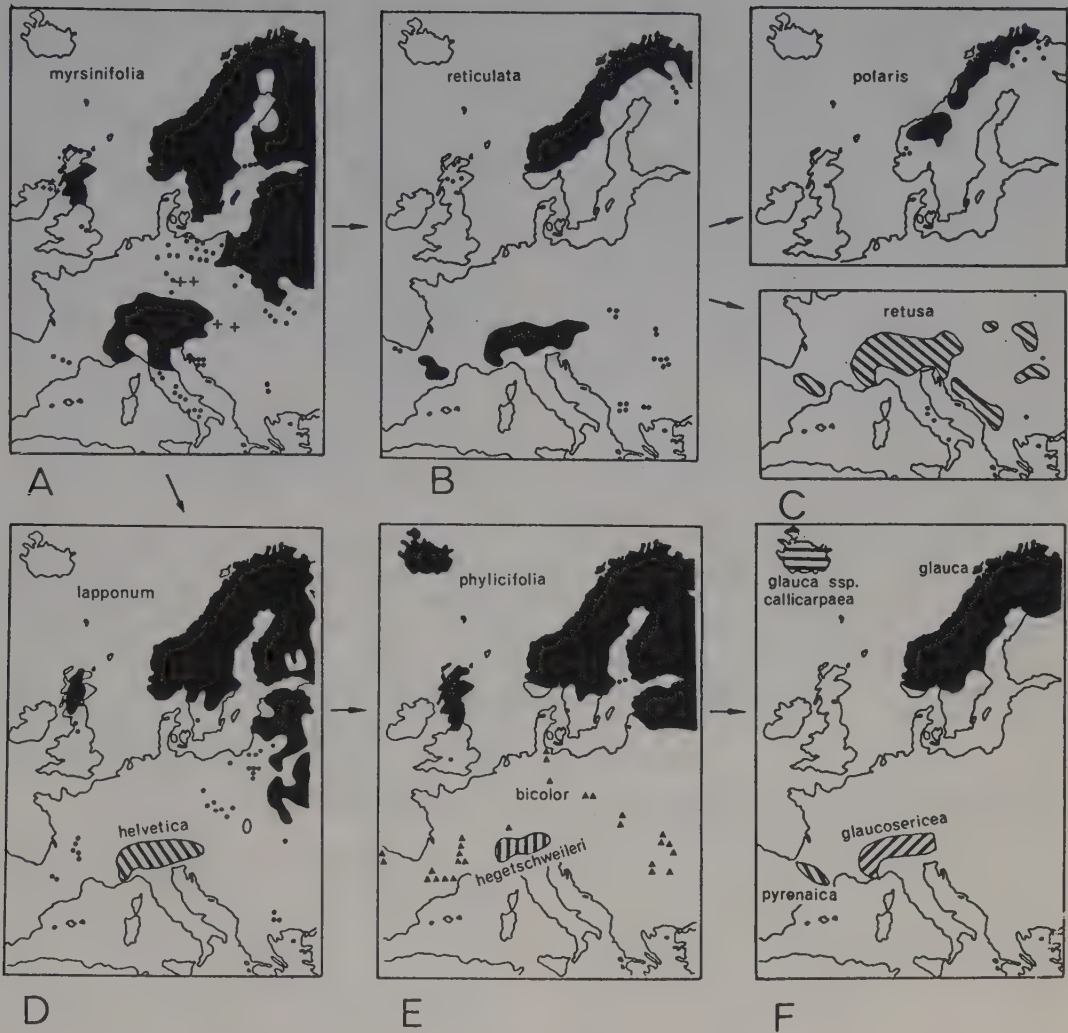


Fig.11-21.- Spéciation progressive chez les *Salix* arctico-alpines.

A - *Salix myrsinifolia* présente d'une part une aire nordique très étendue, recouvrant l'Ecosse, la Fénno-Scandinavie et une partie des pays baltes, et d'autre part une aire méridionale recouvrant toutes les Alpes et débordant sur l'Apennin avec des stations isolées dans les Pyrénées et les Balkans; d'autres stations isolées à travers l'Europe centrale font le lien entre ces deux aires. B - La distribution de *Salix reticulata* est plus contractée, mais l'espèce est également homogène de la Laponie aux Pyrénées, (sous réserve de la possibilité d'écotypes dus aux différences entre les conditions arctiques et alpines). C - A un stade plus avancé, la séparation en deux aires s'accompagne de la différenciation de deux espèces voisines mais distinctes, comme le couple *S. polaris* (scandinave) - *S. retusa* (Alpes et autres chaînes sud-européennes). D - Bien que les deux aires nordique et sud-européennes de *S. lapponum* soient reliées par des stations intermédiaires, et que cette espèce soit elle aussi morphologiquement homogène de la Laponie aux Pyrénées, les populations alpines ont évolué en une espèce distincte, longtemps confondue avec elle et décrite ensuite sous le nom de *S. helvetica*. E - Dans le groupe *Salix phylicifolia*, les populations centre- et sud-européennes se sont différenciées sous forme d'une espèce voisine, *S. bicolor*, sauf dans les Alpes où s'est formée une troisième espèce, *S. hegetschweileri*. F - Enfin dans le groupe du *S. glauca*, la spéciation a touché à la fois l'aire méridionale, où Pyrénées et Alpes abritent deux espèces différentes, *S. pyrenaica* et *S. glaucosericea* (celle-ci longtemps confondue avec *S. glauca* type), mais aussi l'aire septentrionale où les populations d'Islande ont formé une sous-espèce différente, *S. glauca* ssp. *callicarpaea*.

Un exemple particulièrement intéressant peut être déduit de la comparaison des aires des espèces arctico-alpines du genre *Salix*. Ce genre est nettement d'affinités nordiques, car le nombre des espèces diminue régulièrement du Nord au Sud. Parmi la soixantaine d'espèces européennes connues, la moitié (dont une dizaine d'endémiques) sont présentes dans le Nord de l'Europe où elles tiennent dans la flore une place beaucoup plus importante que dans les régions tempérées, vingt-cinq environ sont dans les Alpes orientales, vingt dans les Alpes sud-occidentales ou les Pyrénées, quinze seulement dans l'Apennin. Dans tout cet ensemble, une douzaine d'espèces ont été considérées comme des espèces à distribution arctico-alpine, mais il est maintenant connu que certaines d'entre elles sont en réalité constituées de doublets de deux espèces très voisines mais distinctes, l'une nordique et l'autre vivant dans les Alpes ou les autres montagnes sud-européennes. La comparaison des différents cas montre la progression du mécanisme de différenciation de ces espèces (fig. II-21).

Les travaux de Favarger donnent de nombreux exemples de l'intervention des modifications caryosystématiques dans le processus de spéciation, mais montrent aussi qu'il ne faut pas en attendre toujours une explication simple et évidente. Ainsi les trois *Iberis* cités ci-dessus ont bien le même équipement chromosomique, mais chez une espèce très voisine des Pyrénées, *Iberis spatulata*, $2n = 14$. S'il existe de nombreux exemples

de vicariances, comme celles des trois *Iberis* cités, ou encore les couples suivants :

ALPES	PYRENEES
$2n=34$ <i>Cirsium spinosissimum</i>	<i>C. glabrum</i>
$2n=36$ <i>Minuartia lanceolata</i>	<i>M. cerastifolia</i>
$2n=40$ <i>Senecio persoonii</i>	<i>S. leucophyllus</i>

par contre, les exemples de pseudovicariants formés par des couples d'espèces très voisines mais à équipement chromosomique différent ne sont pas rares :

ALPES	PYRENEES
$2n=$ (40) <i>Viola calcarata</i>	(22) <i>Viola cornuta</i>
(20) <i>Viola cenisia</i>	(34) <i>Viola diversifolia</i>

D'autre part on pourrait s'attendre à ce que les espèces qui ont une large distribution verticale, de la plaine à la haute montagne, soient représentées plutôt par des diploïdes en plaine, et par des polyploïdes dérivés sous l'action du climat froid en altitude. Or c'est le contraire par exemple pour le couple *Anthoxanthum odoratum* - *A. alpinum*, de même que *Lotus corniculatus* est tétraploïde et son vicariant subalpin *L. alpinus* diploïde.

De toute façon la ségrégation de races chromosomiques ne peut conduire à une séparation de taxons géographiques que dans la mesure où jouent des causes d'isolement spatial (fig. II-21). La complexité du relief alpin, l'hétérogénéité climatique qui en résulte et des épisodes catastrophiques comme les



Fig. II-22. Races chromosomiques de *Sempervivum arachnoideum* (d'après A. Welter, 1979). La répartition des trois races détectées est assez nette dans les Alpes, mais plus complexe si l'on considère l'ensemble des régions étudiées.

glaciations peuvent expliquer une telle fragmentation, en particulier dans les massifs préalpins. Scharfetter a fait intervenir une hypothèse complémentaire en faisant remarquer que les différentes parties de la chaîne ne s'étaient pas soulevées d'une manière synchrone, que certains massifs ont pu s'éroder ou s'affaisser pendant que l'autres s'élevaient et que ce soulèvement alternatif peut être lui aussi à l'origine de l'apparition de formes systématiques différentes à partir d'une aire d'espèce initialement continue. Merxmüller est arrivé de son côté à la conclusion que l'essentiel des phénomènes de spéciation, qui exigent nécessairement un temps très long, s'étaient déroulés pendant la période anteglaciaire et que les glaciations avaient eu pour

conséquence surtout un remaniement des aires, ce qui explique que des espèces appartenant à des fonds floristiques d'origine différente puissent avoir des aires actuelles semblables si leurs exigences écologiques et par suite leurs réactions aux changements de climat ont été analogues.

D'une manière générale, si les mécanismes de la spéciation sont encore peu connus, les causes le sont encore moins. Quels sont les facteurs de milieu qui peuvent avoir joué en s'exprimant par le biais de la variabilité génétique ? On ne peut que constater par exemple l'opposition entre calcicoles et silicicoles, mentionnée plus haut (C2) et la richesse particulière des massifs calcaires préalpins (fig. II-23 et II-26).

F — L'endémisme alpin

1 — ÉVALUATION NUMÉRIQUE

Les statistiques d'endémisme sont toujours très difficiles à établir parce qu'elles exigent des pointages laborieux, des réductions de synonymies et des comparaisons avec d'autres territoires. On doit à Pawlowski (1970) le mérite d'avoir effectué cet énorme travail pour les Alpes et les Carpates. Cet auteur évalue à 350 environ le nombre des espèces linnéennes endémiques de la chaîne alpine, auxquelles s'ajoutent une trentaine de subendémiques dépassant légèrement le contour de la chaîne. L'endémisme alpin représente donc environ 3 % de la flore d'Europe, 7 à 8 % de celle des Alpes : c'est une proportion plus élevée que dans les autres chaînes, plus élevée même qu'en Corse, moins toutefois que dans les péninsules ibérique et balkanique. Le chiffre parfois avancé de 30 % est inexact car il rapporte la totalité des endémiques alpines à la seule flore supraforestière, alors qu'en fait la plupart de ces endémiques sont des plantes de moyenne montagne.

2 — RÉPARTITION SYSTÉMATIQUE

a) Les genres à fort endémisme

La proportion d'endémiques est particulièrement élevée dans les genres qui possèdent beaucoup d'espèces d'altitude : *Saxifraga*, *Primula*, *Gentiana*, *Campanula*, *Salix* ; ce dernier genre compte 26 espèces alpines dont 7 endémiques. L'exemple de *Campanula* et de *Primula* fait l'objet des figures II-23 et 24.

b) Les taxons supraspécifiques

Un dixième environ des espèces endémiques de la flore des Alpes appartiennent à des genres monospécifiques (*Berardia*), ou bien sont les seuls représentants alpins de leur genre (*Wulfenia*) ou d'une section ou sous-section de genre (*Saxifraga florulenta*, fig. II-25). Une évaluation partielle de ces taxons supraspécifiques est donnée dans la figure II-26.

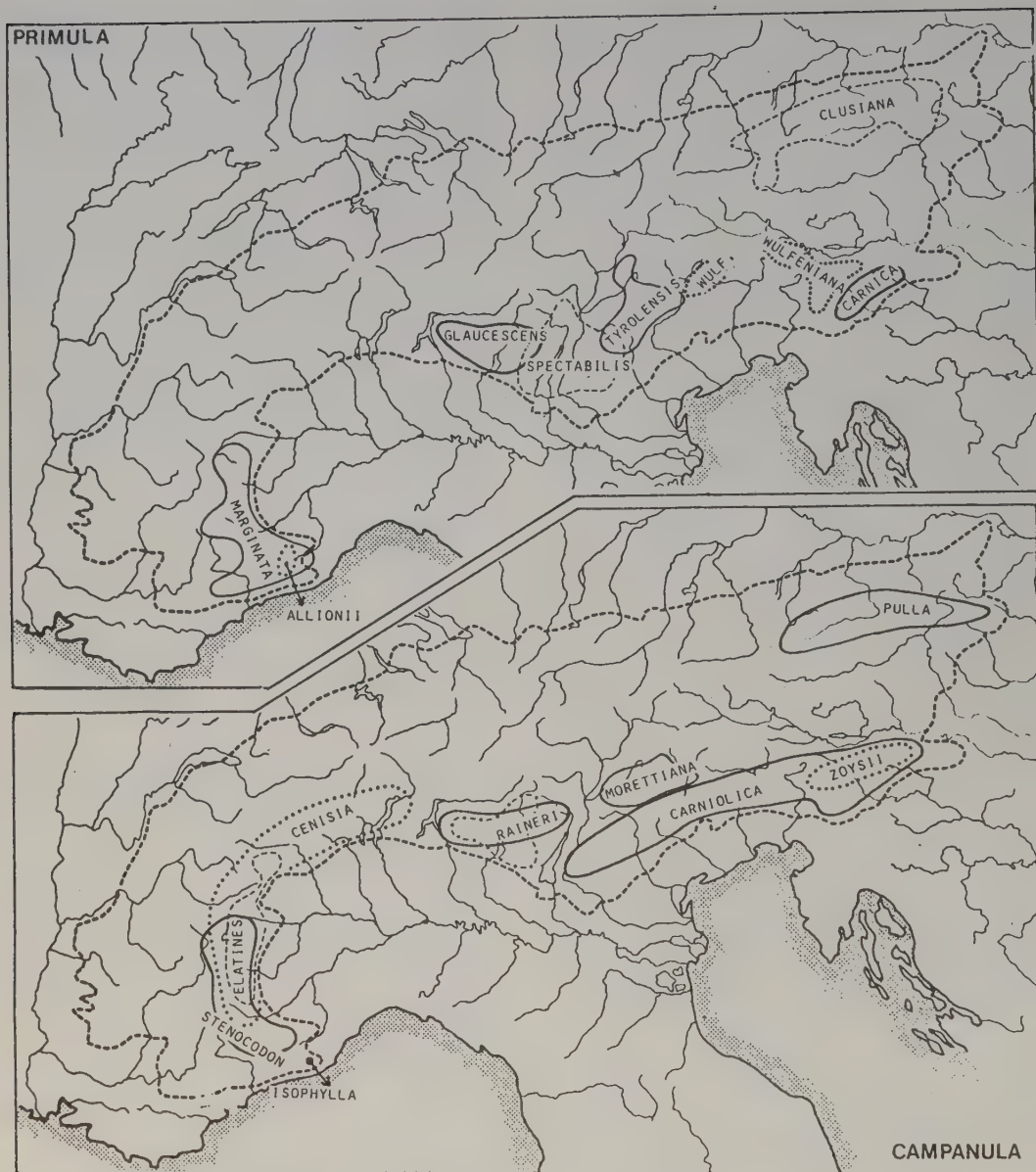


Fig.11-23. Deux genres à très fort endémisme alpin: Primula et Campanula.

c) Le micro-endémisme

Outre les espèces linnéennes endémiques, la chaîne alpine comporte naturellement un très grand nombre de sous-espèces ou de variétés endémiques ; à défaut d'étude géné-

rale, il est actuellement impossible d'évaluer leur importance. Le problème est en outre compliqué par la pulvérisation de genres comme *Hieracium* ou *Alchemilla*, qui résulte à la fois de causes naturelles comme l'apogamie et du déchaînement de quelques systématiciens.



Fig.11-24. Quelques Campanules endémiques des Alpes : A, *Campanula alpestris* et B, *C. cenisia* (clichés Gensac); C, *C. macrophylla* (cl.Ozenda), D, *C. zoyzii* (cl. Aichinger).

3 — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

La plupart des espèces endémiques des Alpes sont localisées à l'une des moitiés de la chaîne, occidentale ou orientale ; seules 15 % d'entre elles existent à la fois dans les deux parties et un nombre beaucoup plus faible sont endémiques des Alpes centrales.

D'après les listes données par Pawlowski, on peut dresser le tableau suivant (1970) pour l'ensemble de la chaîne alpine :

	End.	Subend.	Subend dépassant les Alpes	Total
Panalpiques	66		8	74
Alpes centrales	9		1	10
Alpes occidentales	133	16	16	165
(dont pour les				
Alpes maritimes) .	(32)	(7)	(2)	(41)
Alpes orientales . . .	125	48	30	203
	333	64	55	
	397			

Une statistique plus fine, prenant en compte des secteurs géographiques plus limités (fig. II-26) fait apparaître que l'endémisme est beaucoup plus élevé dans les Alpes du Sud et qu'il est **particulièrement important dans trois secteurs** : les Alpes maritimes et ligures ; les Préalpes lombardes ; les Alpes carniques et juliennes. Cette situation privilégiée tient pour une part à la fragmentation géographique de ces massifs ayant favorisé l'isolement des petites populations et pour une autre part au fait qu'ils ont été relativement épargnés par les glaciations.

On peut aller plus loin et distinguer à l'intérieur de chaque secteur des groupes géographiques d'endémiques, comme le montre la figure II-27 pour les Alpes sud-occidentales.

4 — RÉPARTITION ÉCOLOGIQUE

a) Par étages de végétation

Les endémiques sont présentes dans tous les étages, et non pas comme on pourrait le croire essentiellement dans la flore d'altitude. Le maximum de richesse semble même se présenter dans les niveaux submontagnard et montagnard inférieur ; curieusement, l'étage nival est pauvre en endémiques.

b) Par habitat

Les massifs siliceux paraissent beaucoup plus pauvres que les massifs calcaires ; toutefois cette différence n'est probablement pas due à des raisons édaphiques, mais plutôt à la continuité et à l'homogénéité de l'axe siliceux intra-alpin et à la fragmentation de la couronne calcaire périphérique.

Les groupements pionniers ou peu évolués sont de loin les plus riches : 35 % à 40 % des espèces endémiques se trouvent dans les rochers et les éboulis, et parmi elles un tiers des taxons supraspécifiques ; la moitié des 32 endémiques des Alpes maritimes sont des rupicoles (Pawlowski, 1969).

Réciproquement, les groupements forestiers climaciques, plus vastes, plus homogènes et relativement récents, sont très pauvres :



Fig.11-25. *Saxifraga florulenta*, endémique du massif du Mercantour (d'après une ancienne aquarelle).

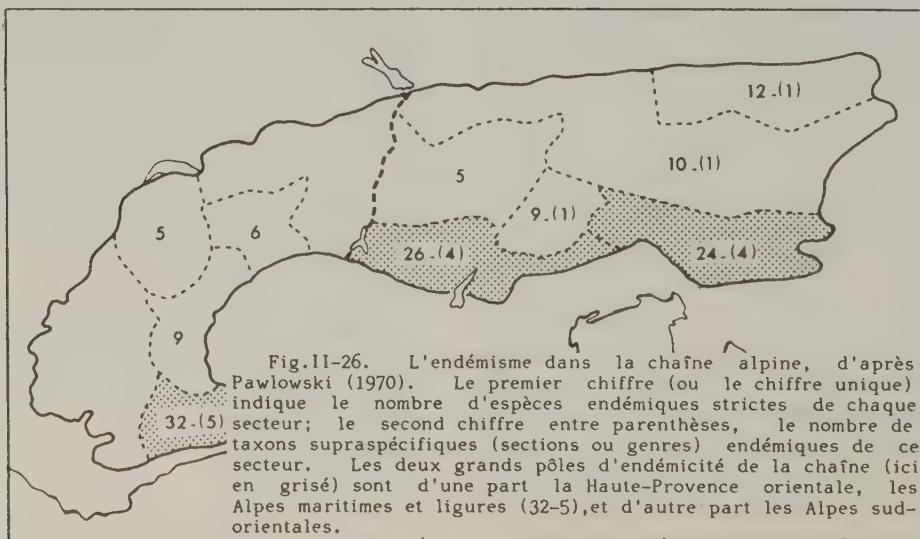




Fig.11-27. Aires de quelques endémiques des Alpes sud-occidentales. Les numéros correspondent chacun à un groupe d'espèces ayant une aire semblable à celle qui est figurée ici (deux espèces ont été représentées pour le groupe 5, particulièrement complexe). (D'après Ozenda, 1966).

ainsi pour les Alpes sud-occidentales on ne peut guère citer comme endémique liée à une association forestière que *Androsace chaixii* dans certaines Hêtraies mésophiles. Les pelouses occupent une position intermédiaire et il faut noter la richesse relative des groupements du Seslerion (*Caricetum firmae*, *Seslerio-Semperviretum*).

En conclusion de ce chapitre, il paraît utile de récapituler les idées générales qui nous paraissent habituellement prises en compte d'une manière insuffisante dans les travaux relatifs à la statistique et à l'histoire de la flore alpine.

1. Il est souhaitable d'introduire autant que possible, dans la notion d'aire de répartition, un aspect quantitatif en séparant les zones où l'espèce est très abondante, moins répandue, ou exceptionnelle. Les techniques actuelles de la cartographie de la végétation

devraient permettre de déboucher sur une codification de telles représentations, qui auraient l'avantage de faire alors, de la figuration de l'aire de répartition, un document de travail beaucoup plus efficace que la simple représentation de la présence ou de l'absence de l'espèce.

2. Il faut être plus attentif à la différence entre :

- d'une part la flore que l'on peut appeler "alpienne" ou "alpique" et qui représente l'ensemble des plantes de la chaîne des Alpes, appartenant à différents étages ;

- d'autre part la flore appelée traditionnellement "alpine" ou "supra-forestière" qui est formée de végétaux des étages supérieurs, et dont une proportion importante peut être commune à plusieurs chaînes (Alpes, Pyrénées, Carpates, Apennin central, etc.). En particulier beaucoup d'endémiques des Alpes ne font pas partie de cette flore alpine.

3. Il est nécessaire de se placer le plus possible dans le cadre biogéographique général des territoires holarctiques, de ne pas considérer la chaîne des Alpes comme un territoire isolé, mais d'avoir constamment présent à l'esprit que tout son peuplement végétal s'est fait dans le cadre d'une orogénèse générale du continent eurasiatique et d'échanges avec les territoires froids du Nord de ce continent.

4. L'apport arcto-tertiaire paraît avoir été très surestimé, souvent con-

fondue avec la phase essentielle de la différenciation des flores orophiles qui, dans les Alpes comme dans les autres montagnes holarctiques, s'est faite en très grande partie et peut-être presque totalement aux dépens d'une flore planitiaire déjà tempérée.

5. L'impact des glaciations et du repeuplement post-glaciaire paraît avoir été également surestimé, par rapport à la phase ante-glaciaire infiniment plus longue et à l'issue de laquelle l'essentiel de la différenciation orophile était accompli, même si les glaciations ont profondément bouleversé les répartitions. Pour les phases ante-glaciaires, les faits connus avec certitude sont relativement rares, les traces souvent effacées et la difficulté du chercheur est de ne pas se laisser entraîner par les hypothèses. Pour la courte phase post-glaciaire, la difficulté est au contraire de parvenir à une synthèse claire de la masse considérable d'observations et de s'interroger suffisamment sur la validité de leur extrapolation aux périodes interglaciaires et interstadiales. Du fait de cette différence énorme dans le degré de connaissance de l'Holocène et de ce qui l'a précédé, il est évidemment commode et tentant de remplacer le temps réel, pendant lequel les faits se sont déroulés, par un temps logarithmique qui dilate les époques récentes ; mais cette distortion doit être ensuite corrigée au niveau de la reconstitution d'ensemble comme, devant la perception d'un paysage, le raisonnement de l'observateur corrige la perspective perçue par l'œil.

III

Le manteau forestier, fondement d'une biogéographie de la chaîne alpine

Pourquoi donner une place privilégiée à l'arbre ? Il y a à cela des motifs de trois ordres :

— des raisons théoriques. L'arbre est le meilleur reflet des conditions de milieu, car du fait de la dimension de ses parties aériennes, du volume de sol qu'il exploite et de sa longévité, il intègre bien ces conditions à la fois dans l'espace et le temps. Il est aussi l'expression matérielle du climax, du fait que la forêt est le terme du dynamisme ;

— des raisons pratiques :

a) Ce sont les forêts que l'on voit bien de prime abord, tant dans l'étude au sol que dans l'interprétation des photographies aériennes. Ce sont elles qui dès l'origine ont été à la base de la définition des étages de végétation.

b) En montagne, la forêt est en général beaucoup mieux conservée qu'en plaine.

c) Enfin c'est elle qui a fait l'objet de la plupart des documents disponibles : les cartes forestières ont été souvent les premières, ou sont encore les seules, pour certaines régions, et il en est de même pour les ouvrages scientifiques : citons les livres de synthèse récents de Mayer (1973) et de Ellenberg et Klötzli (1974), portant tous deux sur la typologie et la description écologique des forêts des Alpes centrales et orientales.

— des raisons utilitaires enfin, en relation avec le rôle de l'arbre dans les divers aspects de l'économie montagnarde (exploitation économique, forêts de protection, réserves naturelles) et avec l'intérêt de l'étude du dynamisme dans l'aménagement du territoire.

En donnant beaucoup plus d'importance qu'on ne le fait d'ordinaire à la description des groupements forestiers, je pense être également en accord avec les tendances modernes de la Phytogéographie et je rappellerai que le livre, fondamental pour l'Europe centrale, d'Ellenberg (1978) est consacré pour une bonne moitié à l'étude de ces groupements.

A — Sur une définition biologique de la notion d'étage

Nous avons vu dans le chapitre I que l'étage de végétation est une division de premier ordre qui s'impose de manière assez évidente parce qu'elle est liée au gradient thermique, fondamental en montagne (contrairement à la plaine, où ce sont les facteurs édaphiques qui sont déterminants) ; indirectement ce gradient thermique impose aussi un étagement des conditions hydriques, de la pédogénèse, des types d'exploitation rurale.

1 — RAPPEL HISTORIQUE

Schröter (1903) a donné un tableau comparatif, comprenant vingt-cinq colonnes, des étagements proposés par les différents auteurs dans les Alpes au cours du 19^e siècle. La plupart de ces systèmes reposaient sur de grands faits géographiques : altitude, limite des neiges permanentes ..., ou bien sur des types d'utilisation de la montagne : cultures, forêts, pâturages ..., et ne prenaient pas en compte autant qu'aujourd'hui la végétation naturelle. L'étage ainsi compris était une notion plus large et d'une application plus générale que l'étage de végétation proprement dit ; notons l'importance qui était donnée au facteur humain ("Alpwirtschaft") dans un type d'exploitation qui, il est vrai, était une économie rurale séculaire en équilibre avec l'écologie. Il est inutile de commenter ici ces divisions, que les progrès faits depuis dans la connaissance physique de la chaîne (mesures météorologiques, pédologie, etc.) et dans la connaissance de son tapis végétal rendent complètement périmées.

Cette étude comparative conduisait Schröter à proposer pour sa part les étages suivants (qu'il nommait "régions") :

- région des cultures, collinéenne, jusqu'à la limite supérieure de la vigne ;
- région de la forêt feuillue, monta-

gnarde, jusqu'à la limite supérieure du Hêtre ;
 — région de la forêt de Conifères, subalpine, jusqu'à la limite supérieure des arbres ;
 — région alpine, comprenant quatre niveaux :

a et b - région alpine vraie, elle-même subdivisée en une ceinture arbustive jusqu'à la limite supérieure de l'Aune vert et des landes, et une ceinture prairiale jusqu'à la limite supérieure des herbages continus ;

c - région subnivale, contenant encore des taches de prairies, en mosaïque avec les névés ;

d - région nivale.

Le tableau ci-après donne les limites altitudinales retenues par cet auteur pour les Alpes suisses. Nous remarquerons que l'amplitude de ces étages va de 500 à 900 m., avec une moyenne de 650 m.

	Alpes externes du Nord	Valais Engadine (Alpes internes)	Tessin (Alpes externes du Sud)
Nival	— 2 500	2 900	2 700
Alpin	— 1 800	2 200	2 000
Subalpin	— 1 200	1 300	1 500
Montagnard	— 550	800	700
Collinéen			

Ce schéma de Schröter peut faire l'objet de plusieurs critiques.

1. Certes, en plus de l'étagement proprement dit, il fait apparaître la notion d'une différence entre les Préalpes externes et les grandes Alpes internes ; mais ce n'est que par le seul décalage altitudinal des limites d'étages, et non par des indications qualitatives précises sur la végétation de ces deux parties de la chaîne. Schröter signale seulement que le Hêtre manque en Valais et Engadine, mais ne

remet pas en question, pour autant, la définition de son étage montagnard.

2. Ses deux "régions" (étages) des Feuillus et des Conifères sont en fait hétérogènes et leur définition ne peut pas être prise à la lettre.

On connaît maintenant les rapports évidents de la Sapinière et de la Hêtraie, si intimes qu'il s'agit souvent d'une même association ; il est fréquent que dans l'étage dit "des feuillus" le Sapin et l'Épicéa prédominent sur le Hêtre sur des versants entiers. Dans les Alpes internes où le Hêtre fait défaut, cet étage de moyenne montagne est même entièrement occupé par des Conifères, Pin sylvestre et surtout Épicéa, et ce dernier est en continuité avec les forêts d'Épicéa subalpines ; il est alors difficile de séparer à première vue, sans une analyse biocénotique détaillée, cet étage montagnard de l'étage subalpin.

Tout ceci explique que les anciens auteurs aient attribué au Subalpin le sommet du Montagnard, en donnant donc à la limite des deux étages une altitude trop basse et inversement au Subalpin une amplitude trop grande, et que dans la zone interne ils aient même englobé la quasi totalité du Montagnard dans le Subalpin, ce qui conduisait à des anomalies d'interprétation.

Anticipant sur la suite de cet exposé, nous résumons ci-après, dans la figure III-1, la comparaison des divisions que nous utiliserons dans la suite de ce livre avec celles de Schröter et des auteurs anciens.

2 — L'ÉTAGE DE VÉGÉTATION, ENSEMBLE BIOCÉNOTIQUE STRUCTURÉ

Si la végétation forestière a été, à l'origine, le premier fondement physiognomique de la notion d'étage et de la mise en évidence des différences régionales telles que l'individualité de l'axe intra-alpin, il faut aujourd'hui tenir compte de deux progrès importants :

— les méthodes d'étude modernes des groupements végétaux, permettant l'analyse précise, à la fois floristique, structurale et écologique, des biocénoses et des écosystèmes qu'elles forment avec leur milieu de vie ;

— l'introduction des notions de dynamisme de la végétation et de climax, c'est-à-dire d'une évolution progressive des groupements au cours du temps, conduisant lorsque les conditions de milieu le permettent à un état final, ordinairement boisé, appelé climax, en équilibre avec les conditions écologiques au lieu considéré.

Dans une tranche d'altitude donnée, par exemple dans celle que nous définissons provisoirement comme représentant un étage montagnard caractérisé par le Hêtre, le dynamisme de la végétation conduit à la réalisation de différents types de Hêtraies proprement dites, de Hêtraies-Sapinières, de Hêtraies à Épicéa ou à Sycomore, en mosaïque avec les groupements qui leur sont associés en tant que stades de dégradation. Mais ce même étage peut contenir aussi d'autres climax, par exemple des forêts de Pin sylvestre et leurs groupements associés sur des versants secs d'exposition sud, des bois d'Aunes ou de Saules le long des torrents, et aussi des groupements permanents à évolution faible ou nulle comme ceux des falaises. La composition de tous ces groupements, leurs relations mutuelles, leur compétition pour l'espace, leur évolution, sont régis par la mosaïque des conditions de milieu et le tout forme un ensemble structuré. L'étage n'est plus alors simplement la végétation contenue dans une certaine tranche d'altitude, mais un système de groupements végétaux réunis par une affinité écologique dans une même tranche d'altitude, suivant une définition déjà proposée par Emberger. Nous verrons par exemple dans le chapitre VII comment la définition et la description de l'étage montagnard sont allées bien au-delà du concept initial d' "étage du Hêtre", même si cet arbre en demeure le meilleur réactif.

SCHRÖTER	NOMENCLATURE PROPOSEE ICI	
Alpes suisses du Nord	Suisse du Nord	Dauphiné
NIVAL	NIVAL	2 900
2 700 — Subnival	2 700 —	Supérieur et subnival
2 500 — supérieur (prairies)	2 400 —	ALPIN
ALPIN	ALPIN	Inférieur
inférieur (landes)	2 000 —	2 200
1 800 —	1 800 —	Supérieur (landes extrasylvatiques) — 2 000
SUBALPIN	SUBALPIN	Moyen (Mélèze et Cembro)
1 200 —	1 300 —	Inférieur (Epicéa subalpin) 1 500
MONTAGNARD	MONTAGNARD	Hêtraies-Sapinières à Erable et Epicéa
550 —	600 —	Hêtraies-Sapinières
COLLINEEN	COLLINEEN	Hêtraies submontagnardes 800

Fig.III-1. Correspondance entre les étages établis par Schröter, 1903, et ceux qui sont proposés dans le présent ouvrage. Les altitudes indiquées sont naturellement approximatives et peuvent varier suivant les massifs et les interprétations des limites.

3 — EXTENSION ET LIMITATIONS DE LA NOTION D'ÉTAGE

La notion d'étage ainsi affinée est un modèle précieux, et toujours perfectible, aussi bien pour aborder l'étude de la montagne que pour exprimer une synthèse. Mais c'est un instrument délicat dont l'emploi demande des précautions.

a) L'étage de végétation n'est pas une entité douée d'une existence en elle-même, mais une notion que le biogéographe crée et utilise comme moyen de travail. C'est une coupure commode que nous introduisons

pour décrire la séquence altitudinale d'une végétation ; et la succession des étages est un peu d'ordre que nous mettons dans cette séquence. Ce faisant, il apparaît alors des successions comparables, que nous retrouvons d'une montagne à l'autre, et même d'une chaîne à l'autre ; il se trouve finalement que les étages que nous pouvons distinguer dans les Alpes ont dans l'ensemble une valeur générale, et se raccordant assez bien à ceux des montagnes situées plus au Sud ou plus à l'Est. Ce raccord n'était pas forcément prévisible et n'est pas forcément rigoureux ; mais on peut penser qu'il n'est pas une simple coïncidence et qu'il résulte d'une uniformité structurale profonde de la végétation holarctique.

b) La notion d'étage doit rester liée au facteur écologique qui la détermine, c'est-à-dire à la température. Comme cette dernière, l'étagement est un repérage scalaire. Des travaux ultérieurs devront préciser, mieux que cela n'a été fait dans les travaux existants, les relations entre la situation altitudinale (limites extrêmes et altitude optimum) des étages, d'une part, et les températures moyennes et extrêmes qui caractérisent ces étages, d'autre part. Mais un fait capital, sur lequel nous avons insisté dès le chapitre I (cf. fig. I-11), est que l'étage ainsi défini sur des bases thermiques et biologiques n'est plus lié à une altitude donnée ; qu'il subit au contraire, d'une région à l'autre, un déplacement vertical en fonction des différences de climat entre ces régions, et notamment des différences de latitude. Nous avons appelé ce déplacement vertical *translation*, et nous l'appellerons ainsi dans la suite de cet ouvrage.

Cette translation est un fait fondamental, trop souvent négligé : ainsi, dans le Nord de la Scandinavie, l'étage alpin descend au bord de la mer, tandis qu'en Afrique du Nord l'étage collinéen, repoussé vers le haut par la végétation méditerranéenne, s'élève à 2.000 m. Cela, bien sûr, est évident ; seuls les termes "alpin" ou "collinéen" pourraient peut-être, en pareil cas, être remplacés par d'autres. Mais même à l'intérieur des Alpes, il faut tenir compte de cette translation : si les Hêtraies des Préalpes du Sud peuvent s'élever à la même altitude que l'étage subalpin des Préalpes du Nord, ce n'est pas parce qu'elles sont subalpines, comme il est dit dans certains livres, mais parce que l'étage montagnard s'élève plus haut dans le Sud des Alpes puisque le climat régional y est plus chaud que dans le Nord de la chaîne.

c) Il reste nécessaire de tenir compte ensuite des autres facteurs, et notamment de l'humidité. En plaine et plus particulièrement dans les pays arides ou semi-arides, celle-ci intervient évidemment en première ligne ; en montagne, ces coupures hydriques viennent en second lieu, après la température ; mais elles jouent néanmoins un rôle souvent considérable. C'est pourquoi nous avons distingué dans chaque étage des Alpes trois

types, humide, mésophile et sec, pour lesquels nous avons, faute de mieux, proposé le mot de "modes" (Ozenda, 1963). L'intervention de ce découpage hydrique, qui est en quelque sorte orthogonal par rapport au gradient thermique, transforme le simple étagement altitudinal en un tableau à double entrée, en une espèce de grille comme le montre par exemple la figure III-8.

d) D'autres facteurs écologiques doivent à leur tour intervenir : ce sont les conditions édaphiques. Lorsque les facteurs précédents, température et humidité, ne sont pas limitants, c'est-à-dire lorsqu'on se trouve dans les conditions des plaines tempérées et toujours humides de l'Europe occidentale, ces facteurs édaphiques passent au premier plan. En montagne ils ne viennent le plus souvent qu'en troisième ligne. Nous retrouvons là la notion de hiérarchie des facteurs, qui est évidente mais qu'il n'est pas toujours inutile de rappeler.

e) D'une manière plus générale, il doit rester entendu que le contenu et les limites des étages sont soumis à une foule de facteurs et peuvent par exemple varier avec l'exposition, la géomorphologie, les climats locaux : il est fréquent que les versants nord et sud d'une même vallée soient occupés à la même altitude par deux étages différents (voir fig. III-2).

En outre, certains groupements ont une amplitude écologique plus grande que celle d'un étage. Ainsi les groupements de falaises ou d'éboulis sont souvent identiques, ou très semblables, depuis le Collinéen jusqu'à la base du subalpin, comme c'est le cas pour l'association à *Achnatherum calamagrostis* que l'on peut trouver, dans un même massif, de 500 à 2.000 m. Des arbres comme le Pin sylvestre ont la même large distribution altitudinale, formant il est vrai des associations différentes suivant les étages. Il arrive bien entendu aussi que des groupements caractéristiques d'un étage puissent se trouver en enclaves dans un autre, à la faveur de conditions locales, comme par exemple des associations subalpines à *Épicéa* en enclaves dans les parties froides du Montagnard.

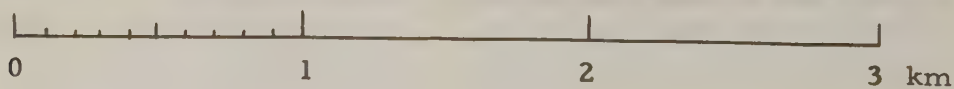


Fig. III-2. La figure reproduit une photographie aérienne qui se rapporte à l'extrémité septentrionale du massif du Vercors dans la région dite du Bec de l'Echaillon [chiffre (1) porté en surcharge sur la photographie]. Le massif se termine ici par une série de falaises subverticales abruptes de plusieurs centaines de mètres de hauteur, formées de calcaire portlandien et dont on aperçoit (2) l'ombre portée. L'Isère (3), dont on distingue les bancs de sable (4) contourne le massif en coulant dans une plaine alluviale presque entièrement cultivée: en (5) polyculture sur champs de petite surface (Maïs notamment), (6) vergers de Noyers, (7) prairies, (8) Vigne dont on distingue avec un grossissement suffisant les alignements de plants, (9) bois humide bordant la rivière. La montagne est en revanche presque entièrement boisée; le Vercors est l'une des régions de France qui possède le plus important taux de boisement et porte en particulier une très vaste forêt domaniale, celle de Lente (située 30 km environ au sud de la photographie présentée ici). (10) Hêtraie de basse altitude en versant nord, (11) Hêtraie de moyenne altitude (900 m environ); (12) Hêtraie enrésinée en Sapin et Epicéa; (13) cultures de l'étage montagnard en faciès bocager dont les champs sont entourés de plantations de Frênes; (14) Chênaie pubescente sur un versant secondaire orienté sud-est: comparer à l'aspect des forêts précédentes, très différent; (15) bois et culture sur un petit bassin situé à la base de l'escarpement précédent; (16) Hêtraie sur le versant nord d'un nouveau relief dont la partie principale se situe au sud de la photographie; (17) village de Noyarey. On remarquera que les deux versants d'une même vallée peuvent porter à même altitude deux étages différents (14, chênaie pubescente collinéenne, sur des escarpements rocheux exposés au Sud; 16, Hêtraie montagnarde), l'étage de végétation étant une unité biologique et non une tranche d'altitude.

f) La notion d'étage, ainsi fondée sur un repérage relatif et sur la traduction du facteur écologique prédominant, ne risque-t-elle pas d'être trop limitée dans ses applications et par là même en partie stérile ? Les nombreuses applications qui en ont été faites nous paraissent une réponse suffisante à cette question. S'il est vrai que la validité d'un principe se justifie moins par des démonstrations, si rigoureuses soient-elles, que par la

cohérence et la fécondité de ses conséquences, nous pensons que l'application de la notion d'étage biologique s'impose, à l'évidence, comme l'approche première dans l'étude de la végétation orophile, ce qui n'exclut évidemment pas qu'il y ait ensuite bien d'autres choses à faire en Biogéographie des Montagnes que la simple identification des étages.

B — La notion de série de végétation

1 — LE DYNAMISME DES GROUPEMENTS

Cette notion est fondamentale ; et même si elle est, elle aussi, familière au lecteur, il est nécessaire de définir dans quel sens nous l'entendons, ainsi que le contenu exact des différents termes que nous emploierons.

On sait que lorsque la végétation d'une région échappe à l'action humaine, elle présente en général une transformation spontanée et lente au cours de laquelle des groupements végétaux différents se succèdent

en chaque point : l'invasion, par les broussailles, d'un terrain vague ou d'une culture abandonnée est un aspect de ce dynamisme. Au bout d'un certain temps, de l'ordre du siècle dans les cas favorables, et pourvu que les conditions de milieu s'y prêtent, la végétation atteint un état boisé dont la composition dépend des facteurs écologiques au lieu considéré : nous appellerons ici **proclimax** ce stade. Il correspond au début d'une mise en équilibre pendant laquelle le groupement proclimacique "mûrit" lentement pour atteindre un état final, dépendant naturellement lui aussi des facteurs écologiques du lieu et qui est appelé **climax**.

Des phénomènes naturels, tels que les avalanches, les glissements de terrain, les tornades, les incendies dus à la foudre, peuvent provoquer une détérioration du groupement climax et même une profonde dégradation. Mais le plus souvent la dégradation est le fait de l'Homme. L'action humaine, y compris celle des animaux domestiques et maintenant de plus en plus, même en montagne, celle des engins mécaniques, a pour effet dans les meilleurs cas de contrarier l'évolution progressive (débourssaillement, désherbement, pâturage modéré), mais la plupart du temps de provoquer un retour de la végétation à un stade antérieur (coupes forestières, feux), l'engageant alors dans une évolution régressive ou dégradation dont le terme ultime peut être le sol nu, voire le sol érodé.

Des pratiques diverses (mise en défens, restauration des sols, enherbement, reboisement) peuvent déterminer au contraire une nouvelle évolution progressive qui ne pourra être complète, avec retour au climax, que si les conditions de milieu ne se sont pas détériorées entre temps ; sinon, l'évolution est tronquée, on revient seulement à un état intermédiaire qui se stabilise et qui est dit *subclimax*. La persistance du *subclimax* peut être due soit au maintien d'une pression anthropique, soit à une dégradation irréversible des conditions de milieu (érosion des sols, drainage).

Il est fréquent d'assister à une déviation du processus de restauration vers un autre stade terminal, différent du climax véritable, et que l'on appelle un *paraclimax* : c'est le cas notamment des forêts de substitution dont il sera question plus loin, en E (qui sont des *paraclimax* naturels ou en partie favorisés par l'anthropisation du milieu, mais qu'il ne faut pas confondre avec les reboisements). Enfin des conditions écologiques locales, propres à une station, peuvent aussi bloquer l'évolution de la série à un stade autre que le climax, et imposer alors la persistance d'un *subclimax*, dit aussi climax stationnel ou **groupement permanent** (par exemple lorsque le vent s'oppose par endroits à la croissance des arbres au sein d'un territoire normalement sylvatique) ou même provoquer l'existence,

dans une série, d'enclaves à végétation spéciale, souvent déterminée par des conditions de sol (**groupements spécialisés**).

A la suite des travaux de Gaussen, et de l'application qui en a été faite dans la Carte de la Végétation de la France, à 1/200.000 en 70 feuilles, on appelle "série" l'ensemble d'un climax, des groupements végétaux qui y conduisent par évolution progressive et de ceux qui en dérivent par dégradation.

2 — QUELQUES EXEMPLES DE SÉRIES DE VÉGÉTATION

Les recherches poursuivies depuis plusieurs décennies dans la chaîne alpine et en particulier dans les Alpes occidentales ont montré que le tapis végétal de cette chaîne peut s'interpréter d'une manière suffisamment précise en distinguant une trentaine de séries de végétation, dont une présentation synthétique a été donnée par Ozenda et Wagner (1975).

Mais ces séries sont très inégalement étudiées et nous sommes loin de connaître dans le détail, pour certaines d'entre elles, tous les termes d'évolution progressive et régressive, les relations entre ces stades d'évolution et la causalité du dynamisme ; parfois, seul le climax a été étudié. Le déterminisme est plus net et mieux connu en versant exposé au sud (adret), où la forêt n'occupe ordinairement qu'une partie de la place ; il est plus discret par contre en exposition nord, et plus généralement dans les séries à fort recouvrement forestier comme dans l'étage montagnard humide des Préalpes.

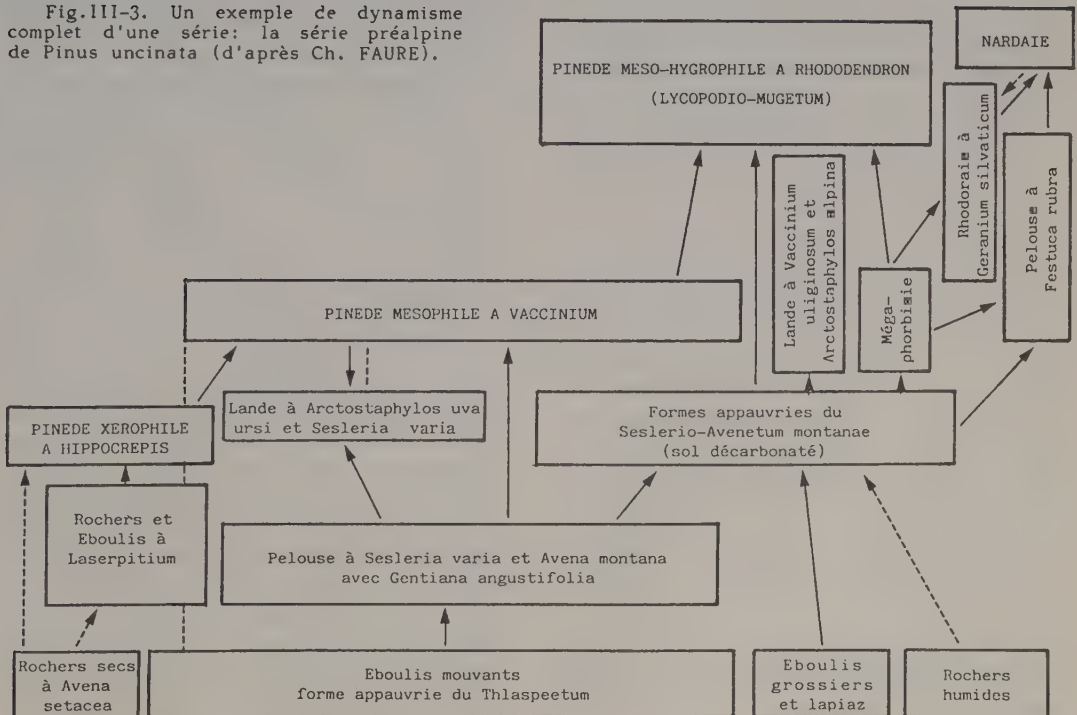
L'une des séries les mieux connues est la série dite "supra-méditerranéenne occidentale du Chêne pubescent", qui sera traitée en détail dans le chapitre VI relatif à l'étage collinéen. Elle présente l'avantage de s'identifier, dans la plus grande partie de son aire de répartition, à un étage de végétation, de sorte que le problème est alors bien délimité. Elle a une importante extension territoriale, occupant plus de la moitié du sol dans un périmètre de 200 x 100 km. environ, coïncidant sensiblement avec la Haute Provence. Elle est

relativement bien connue dans ses différents stades, et fournit des exemples nets de dynamisme, de sous-séries, et de différents types d'action anthropique : paraclimax de substitution, reboisement méthodique et restauration des sols (fig. VI-9). Enfin elle présente des relations étroites avec d'autres séries, dont le climax est également le Chêne pubescent, mais dont l'écologie et la répartition géographique sont différents, ce qui permet de transposer la notion de série à l'échelle continentale et d'introduire celle de complexe de séries que l'on pourrait appeler hyper-séries (fig. VI-11).

Deux autres séries, également bien étudiées, sont la série préalpine du Pin à crochets dans l'étage subalpin des Alpes occidentales, et la série xérophile du Pin sylvestre dans l'étage montagnard de la zone intra-alpine ; le dynamisme de la première est maintenant connu d'une manière précise (fig. III-3) et celui de la seconde est résumé plus loin dans la figure VII-19.

Nous remarquerons que dans ces trois exemples la **dénomination** de la série fait intervenir non seulement la référence à l'arbre forestier qui domine le climax, mais également une notation écologique ("xérophile, supra-méditerranéenne") ou biogéographique ("occidentale, préalpine"). A l'origine on pouvait penser qu'une série était définie d'une manière suffisamment univoque par la citation d'un nom d'arbre ; il en était ainsi du moins dans la chaîne des Pyrénées, où a été définie cette notion de série mais où la situation est beaucoup plus simple que dans les Alpes, le nombre d'espèces arborescentes climaciques étant sensiblement plus réduit. La complexité du cas des Alpes et aussi, d'une manière plus générale, les progrès de la méthodologie, ont montré (Ozenda, 1962 et 1966) qu'un même arbre peut être le climax de plusieurs séries écologiquement très différentes, comme on le verra longuement dans la suite de ce chapitre, en D.

Fig.III-3. Un exemple de dynamisme complet d'une série: la série préalpine de *Pinus uncinata* (d'après Ch. FAURE).



3 — INTÉRÊT DE L'ÉTUDE DU DYNAMISME : LA VÉGÉTATION POTENTIELLE

Dans les pays où la densité de l'occupation humaine est encore faible, le manteau végétal est resté en partie naturel, les groupements climaciques sont encore représentés sur une portion notable de la surface, et la végétation peut se présenter sur des étendues importantes comme une mosaïque de climax forestiers. En Europe cette situation n'existe plus que dans une partie de la Fenno-Scandinavie et de la Russie du Nord : partout ailleurs, même dans les montagnes où la végétation semble encore en grande partie naturelle, le recouvrement végétal n'est plus qu'un ensemble de forêts pour la plupart très modifiées, de groupements de dégradation et de cultures. Cette influence humaine a atteint son apogée avec le maximum de surfaces cultivées au 19^e siècle, mais recule depuis une centaine d'années en fonction de l'exode rural, sauf dans les pays les plus peuplés où la destruction de la végétation naturelle a été presque totale et où la pression agricole reste très forte.

Dans les Alpes, malgré une situation inquiétante par suite de la progression rapide d'emprises non agricoles, la végétation peut encore sur de grandes étendues offrir un état **semi-naturel** et surtout présenter des stades de reconstitution.

Or les conditions de milieu ne déterminent pas seulement le stade final climacique, mais orientent également l'évolution dès son début, déterminant déjà la nature des premiers termes de la série ; de sorte que l'étude de ceux-ci permet souvent de conclure, sinon à la certitude, du moins à la probabilité de réalisation d'un groupement final donné, c'est-à-dire de tel type de forêt dans le territoire de telle série, ou bien encore de prévoir la possibilité de l'obtention d'un groupement dérivé, par exemple d'une culture associée à une série donnée.

Ainsi l'étude et la cartographie d'une série de végétation, en représentant par une couleur unique l'ensemble d'une série

(l'intensité de la couleur variant seule pour représenter le stade réellement existant en chaque station : forêt, lande, pelouse ...) permet de définir un **territoire écologique-homogène** dans lequel les possibilités sont identiques (zone dite **homoécologique**, ou **équipotentielle**) et d'être assuré que telle opération (reboisement, culture nouvelle ...) qui a réussi ou échoué en un point de la série a une forte probabilité et presque une certitude de réussir ou d'échouer de la même façon dans l'ensemble du territoire occupé par la série. D'où l'intérêt des cartes de climax, dites encore **cartes de végétation potentielle**, et de leur forme particulièrement adaptée aux moyennes échelles : la **carte des séries de végétation**.

Les recherches de Biogéographie trouvent de ce fait une de leurs applications les plus fécondes.

4 — CRITIQUE ET LIMITES DE LA NOTION DE SÉRIE

La question est actuellement en pleine évolution et le concept, devenu classique, de Série de végétation doit être sensiblement revu et amendé.

a) Le déroulement du dynamisme n'est pas forcément tel qu'on l'imagine habituellement sous la forme d'une succession réversible "sol nu → groupements herbacés → groupements fruticuleux → groupements arborescents → forêt climacique". Très souvent, on constate l'existence d'une forêt climacique sans pouvoir identifier tous les stades antérieurs ou les formes de dégradation et leurs relations dynamiques ; le climax peut être d'ailleurs très ancien et s'être constitué autrement que ce que nous imaginons sous d'autres conditions. Il n'est pas forcément en équilibre avec le milieu (ainsi les sapinières intra-alpines sont probablement des formations relictuelles). Le dynamisme peut être accéléré, ou la série être tronquée : dans la colonisation des moraines, les espèces arborées apparaissent très tôt, dès la fin des stades pionniers. L'évolution progressive peut aussi récupérer des stades semi-naturels comme d'anciennes cultures.

b) Les séries et les climax n'ont pas tous la même valeur écologique. Il faut distinguer par exemple des groupements mûrs, où l'espèce forestière formatrice a homogénéisé le milieu et impose une stabilité de la composition du groupement climax (c'est le cas d'une partie des hêtraies, et plus généralement celui des forêts denses sous climat humide et sur sols évolués) et des groupements où, au contraire, l'espèce formatrice a une influence plus faible, le groupement climacique étant alors moins dense et moins homogène, les sols moins évolués : c'est le cas des séries à *Pinus*.

c) L'évolution ne se fait pas de la même façon et avec la même intensité dans tous les étages. Le Collinéen et le Montagnard obéissent au déterminisme classique ; l'étage alpin y échappe, il ne comprend pas de véritable série mais surtout une mosaïque de groupements permanents ou spécialisés que la dureté des conditions de milieu empêche d'évoluer. Entre les étages montagnard et alpin, le Subalpin est un étage de transition dans lequel la densité, la hauteur, et par conséquent la biomasse par unité de surface diminuent avec l'altitude, la concurrence entre les espèces et les groupements diminuant également, la dépendance vis-à-vis du milieu augmentant au contraire de la base au sommet de l'étage.

d) Enfin et surtout, il est absolument

essentiel de bien comprendre que ce qu'on appelle séries représente des **coupures pragmatiques**, dans une **approche** destinée à faciliter l'étude du tapis végétal ; ce ne sont pas des entités existant *a priori* et indépendamment de cette étude, et que l'observateur aurait pour tâche de retrouver. Les séries que nous pouvons distinguer dans une chaîne ou dans un de ses massifs ne sont pas en nombre déterminé ; ce sont des divisions que nous pouvons modifier en cours d'étude et dont la finesse peut varier suivant le but recherché. Lorsque deux séries nous semblent voisines, la question de savoir si elles sont distinctes ou si elles constituent seulement deux sous-séries est un faux problème qui n'a pas grand intérêt. On peut considérer, dans une optique synthétique, qu'une même série peut être représentée dans des régions différentes par des associations climaciques voisines, c'est-à-dire donner sensiblement aux deux concepts de **série** et d'**alliance** phytosociologique la même extension, comme nous l'avons proposé ; ou bien préférer, dans une étude à grande échelle par exemple, disséquer plus finement. De toute façon il n'est pas souhaitable de figer la nomenclature, comme le fait la phytosociologie pour ses propres unités ; le concept de **série** doit rester souple, susceptible d'adaptation constante, voire de changement de dénomination.

C — Correspondance avec les autres systèmes phytogéographiques

La plus grande partie de la documentation récente sur les groupements végétaux de la chaîne alpine a été établie et se trouve exprimée dans le système phytosociologique zuricho-montpelliérain. D'autres travaux, relatifs à la Suisse et au Piémont, emploient le système de Schmid ; ils sont moins nombreux, mais le plus souvent sous une forme cartographique qui accroît leur facilité d'exploitation.

Les unités de végétation utilisées dans le présent travail, et notamment les séries dynamiques, reposent sur des principes, dus initialement à Gaussen, assez différents des précédents. Mais il ne saurait être question, dans un essai de synthèse, de laisser de côté une partie importante de la documentation disponible, et il fallait donc trouver un moyen de **recycler toute l'information** en

l'intégrant dans un système unitaire. J'ai posé en principe (Ozenda, 1963) :

— qu'il devait être possible d'établir une correspondance entre les concepts et les notations employées par les principales écoles phytogéographiques, et qui étaient jusque là considérés comme irréductibles ;

— que l'étude de la végétation d'un même territoire par ces diverses écoles ne devait pas conduire à des descriptions fondamentalement différentes, mais qu'au contraire les représentations données de cette végétation devaient être tout au plus comme les différentes versions d'un même texte en plusieurs langues qui restent compréhensibles pour tous pourvu que l'on se donne la peine d'établir un bon lexique.

Les premières études comparatives ont effectivement montré que l'on pouvait, du moins à titre d'hypothèse de travail, envisager concrètement l'équivalence entre la série dynamique au sens de Gaussen d'une part, la ceinture de végétation de Schmid ou l'alliance des phytosociologues d'autre part. Ainsi le levé de la carte de la végétation des Alpes occidentales nous avait conduits à distinguer trois séries du Hêtre (hêtraie-sapinière, hêtraie mésophile et hêtraie acide) dont la forme climacique s'est révélée correspondre assez exactement à l'Asperulo-Fagion (y compris Abieti-Fagion), au Cephalanthero-Fagion, et au Luzulo-Fagion respectivement. Les chercheurs qui, sous ma direction, ont établi les différentes feuilles de cette carte (voir fig. XIV-2) ont alors méthodiquement recherché les équivalences entre les groupements observés par eux et les unités phytosociologiques qui pouvaient correspondre à ces groupements. Une synthèse relative aux Alpes sud-occidentales (Ozenda, 1966), présentée et discutée lors de la XIV^e Excursion Phytogéographique Internationale, a montré la généralité de ces correspondances entre le système de Braun-Blanquet, celui de Schmid et celui que nous avons progressivement développé. Une troisième étape a été franchie lorsque, grâce notamment à la collaboration de H. Wagner et de M. Barbero, et en nous appuyant sur des ouvrages synthétiques parus entre temps (Seibert, 1968 — Tomaselli, 1971 —

Ellenberg et Klötzli, 1972 — Mayer, 1974), nous avons pu généraliser notre système unitaire à l'ensemble de la chaîne alpine (Ozenda et Wagner, 1975).

L'importance que mes collaborateurs et moi-même avons attribuée à l'utilisation de la phytosociologie dans une optique biogéographique nécessite quelques remarques complémentaires. La phytosociologie est pour nous un instrument de description objective et précise des groupements végétaux, apportant des matériaux utilisables à des fins plus diversifiées que la simple description des phytocénoses et jusqu'ici insuffisamment exploités. Ces matériaux peuvent être prélevés à différents niveaux : relevés bruts, tableaux, associations, alliances ; leur utilisation n'exclut alors pas un recyclage, sous une forme différente de celle qu'envisageaient leurs auteurs-phytosociologues, à condition de prendre soin de ne pas altérer le contenu objectif de ces documents de base.

La différence fondamentale entre la méthode de travail utilisée ici et la phytosociologie pure réside certainement dans le rang des unités considérées. L'association et l'alliance sont les concepts qui se sont révélés à l'usage ceux dont l'utilisation a été la plus féconde pour nos recherches. En revanche l'expérience montre très nettement, sans qu'il soit nécessaire d'insister ici, que les unités phytosociologiques supérieures (ordres, classes), établies sur des critères floristiques sont difficiles à concilier avec des divisions à fondement écologique comme les étages de végétation et les séries dynamiques, si ce n'est au prix d'une redistribution des associations et alliances qui implique le démembrement d'une partie de ces unités supérieures. Le caractère artificiel et en grande partie subjectif de ces ordres et classes, l'aspect purement formel des remaniements dont ils sont constamment l'objet, conduisent de plus en plus à s'interroger sur leur bien-fondé et sur leur utilité.

À l'autre extrémité de la classification phytosociologique, il est également difficile de suivre les tendances actuelles à la pulvérisation des associations et à leur dénomination par les espèces rares ou endémiques ; cela devient purement descriptif et incompatible avec toute possibilité de synthèse. Ce qui me paraît au contraire important, c'est beaucoup plus ce qui rapproche les associations les unes des autres et permet, par leur regroupement en alliances, de faire apparaître des faits écologiques et biogéographiques de portée générale. La phytosociologie est écrasée par le poids de ses publications de détail, et la redondance de plus en plus grande des descriptions et de la nomenclature conduit à la nécessité d'effectuer un tri sévère, sous peine d'être débordé et paralysé par une littérature pléthorique. On ne s'étonnera donc pas de voir, dans les chapitres qui suivent, les citations phytosociologiques réduites à ce qui a paru essentiel et indispensable, conformément à ce que j'écrivais déjà en 1979 à propos des

hêtraies : "Pour qui ne ressent pas le souci nomenclaturiste comme une fin en soi, la tentation peut être grande de considérer, à tort peut-être, le foisonnement actuel de la terminologie phytosociologique comme un épiphénomène ; on est alors en droit de préférer ne retenir que le riche matériau sous-jacent, les tableaux de relevés par exemple, pour l'incorporer d'une manière différente dans des synthèses qui

tout en devant beaucoup à l'apport de la phytosociologie risquent de s'élaborer à l'avenir en dehors d'elle".

L'un des objectifs du présent livre est précisément de chercher à démontrer que le temps de telles synthèses aux dimensions nouvelles est venu.

D — Élaboration d'un tableau des séries et des climax

La méthode suivie ici pour la distinction et le classement des séries a été à la fois analytique et synthétique :

— *analytique* : en partant des étages thermiques, puis en les découpant d'après l'hygrophilie et la lithologie, en distinguant ensuite des faciès, de manière à isoler finalement chaque groupement forestier ; tout cela en faisant le postulat que ces groupements forestiers préfigurent une représentation des climax et donnent donc une approche provisoire des séries ou des sous-séries ;

— *synthétique* : en dressant l'inventaire des groupements de toute nature décrits jusqu'ici par les divers auteurs et en les intégrant, après une révision critique, dans les séries provisoirement définies et qui se trouvent ainsi consolidées.

Je ne chercherai pas de justification théorique ; je rappellerai seulement la règle logique déjà évoquée qui veut qu'un principe se vérifie par l'exactitude de ses conséquences, donc ici par la validité de la confrontation constante du système proposé et des faits observés, que l'on trouvera tout au long des chapitres qui suivent. Je donnerai d'emblée un tableau des séries (fig. III-8) qui servira de fil conducteur pour la compréhension des chapitres VI à IX ; mais je le ferai précéder de quelques explications sur les raisons du découpage des grandes "formations" forestières (telles que les Chênaies, les Hêtraies,

les forêts d'Épicéa) et sur le principe de la séparation des séries distinguées à l'intérieur de chacune de ces formations.

1 — L'ÉTAGE MÉDITERRANÉEN

Il serait plus rigoureux de parler d'étage mésoméditerranéen, car la partie plus chaude du complexe méditerranéen, formant l'étage dit thermoméditerranéen, n'existe évidemment pas dans les Alpes et effleure à peine leur avant-pays dans les Alpes maritimes. Le Mésoméditerranéen est en principe caractérisé par le Chêne vert (*Quercus ilex*) et par son association dite *Quercetum ilicis* ; mais c'est là une vue très simplifiée car cette association est très polymorphe et généralement très mal développée dans les Alpes. Comme on le verra exposé plus en détail dans le chapitre VI, il faut distinguer plusieurs séries dans lesquelles le Chêne vert est présent et qui doivent être nommées, non plus d'après cette espèce, mais d'après l'espèce associée la plus caractéristique dans chaque cas : série du Caroubier (thermoméditerranéenne) ; série du Chêne-liège (seulement marginale par rapport à la chaîne) ; série du Pin d'Alep ; série méditerranéenne du Chêne pubescent ; partie inférieure de la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent (fig. VI-3).

A noter le rôle de *Pinus halepensis* et *Pinus maritima* comme forêts de substitution (voir plus loin, E).

2 — LES FEUILLUS DE L'ÉTAGE COLLINÉEN

Cet étage contient l'essentiel des espèces forestières caducifoliées, sauf le Hêtre, l'Érable sycomore et quelques espèces d'importance secondaire qui appartiennent à l'étage montagnard.

Dans les Alpes sud-occidentales (à l'exception de l'Est des Alpes maritimes), la situation est relativement simple : le Collinéen est assez bien caractérisé par le complexe des Chênaies pubescentes, dont nous verrons au chapitre VI qu'il se résoud en plusieurs séries, l'une d'elles se prolongeant dans les Alpes sud-orientales.

Dans les autres parties de la chaîne, le climat plus humide défavorise *Quercus pubescens* et le Collinéen est alors dominé par des arbres hygro- ou mésophiles. Les choses sont assez complexes et peuvent être, d'une manière très simplifiée, résumées ainsi :

a) Les substrats calcaires, donnant des sols eutrophes et neutres, sont le domaine de la "Charmaie", mais celle-ci est constituée par

deux espèces vicariantes sur les deux versants de la chaîne : au Nord, de la Savoie à la Haute-Autriche, *Carpinus betulus* (Charme commun, Hainbuche, Carpino bianco), souvent associé à *Quercus petraea* ; au Sud, de la Lombardie à la Slovénie, (et aussi dans les Alpes maritimes orientales), *Ostrya carpinifolia* (Charme-Houblon, Hopfenbuche, Carpino nero), souvent accompagné de *Quercus pubescens*.

b) Les substrats siliceux, donnant des sols acides parfois oligotrophes ou podzolisés, sont habités par la Chênaie acidophile à Châtaignier. Ici encore, il faut distinguer entre les Préalpes du Nord, où le Chêne est essentiellement *Quercus petraea*, et les Préalpes piémontaises et insubienues où c'est plus fréquemment *Quercus robur* ; mais cette différence géographique n'a pas la netteté de celle qui oppose la Charmaie de *Carpinus* à l'Ostryaie.

c) Les substrats alluviaux portent, suivant leurs caractéristiques physiques et leur degré d'hydromorphie, soit une série des sols argileux à *Quercus robur* pouvant passer à des groupements marécageux (notamment à *Alnus glutinosa*), soit un complexe riverain

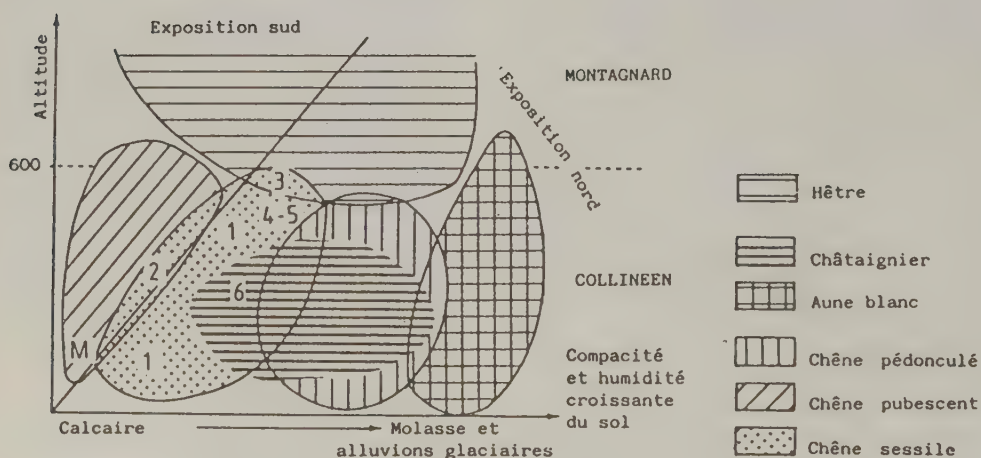


Fig.III-4. Disposition écologique relative des séries du Collinéen dans la région grenobloise. Les chiffres indiquent les différents faciès de la série du Chêne sessile et du Charme : 1, faciès principal à Charme ; 2, faciès xérophile à Chêne pubescent ; 3, faciès submontagnard à Hêtre ; 4 et 5, faciès à Tilleul et à Frêne ; 6, faciès à Châtaignier (d'après J. Clerc, modifié).

(*Auenwald*) que nous décrivons sous le nom de série de *Alnus incana*.

Du point de vue écologique, les relations entre ces séries, compliquées par l'existence de nombreux faciès et types intermédiaires, peuvent se résumer dans la figure III-4.

Du point de vue de la répartition géographique, on peut regrouper les neuf séries collinéennes des Alpes en trois grands ensembles (voir fig. VI-1) :

- un type occidental (que l'on pourrait nommer provenço-ibérique), comprenant les séries supraméditerranéenne, delphinojurassienne, et intra-alpine du Chêne pubescent ;

- un type oriental (illyrique) contenant la série orientale du Chêne pubescent et la série de l'*Ostrya* ;

- un type médioeuropéen, comprenant la série du Charme, la Chênaie acidophile, la Chênaie alluviale et la série riveraine.

Ajoutons que deux espèces de Pin jouent dans l'étage collinéen un rôle notable :

- dans les Alpes sud-occidentales, le Pin sylvestre est un paraclimax très fréquent des Chênaies pubescentes ;

- dans les Alpes orientales, des peuplements de Pin représentent des groupements spécialisés sur sols pauvres et notamment sur dolomie ; ici encore, s'observe une vicariance entre les Préalpes du Nord où ces groupements sont formés par *Pinus sylvestris* et les Préalpes du Sud où ils sont constitués surtout par *Pinus nigra* ssp. *austriaca* (voir chap. VI, fig. 18).

3 — LES HÊTRAIES

Dans toute la couronne de massifs préalpins qui entoure la chaîne, le Hêtre est partout abondant en moyenne montagne, et par définition nous considérerons que l'extension altitudinale de cette espèce s'identifie à celle de l'étage montagnard. Sa limite inférieure se place au niveau où disparaissent les feuillus collinéens : 1.000-

1.200 m. environ dans les Alpes sud-occidentales, 700-900 m. en Dauphiné, 500-600 m. dans les Préalpes nord-orientales. Sa limite supérieure est moins variable et se situe en moyenne aux environs de 1.500 m., parfois 1.700 m. en Haute-Provence, et inversement 1.300 m. environ dans les Préalpes du Nord. Nous reviendrons plus loin sur les raisons pour lesquelles nous maintenons dans l'étage montagnard la partie supérieure parfois appelée "Hêtraie subalpine".

Si l'ensemble des Hêtraies des Alpes se répartissent assez clairement, comme celles des autres chaînes européennes, dans les principaux types qui correspondent aux alliances classiques du complexe du Fagion et qui constituent pour nous trois séries, par contre les variations régionales sont très nombreuses, intéressantes à tous points de vue et seront étudiées plus loin (voir fig. VII-2), dans le chapitre VII relatif à l'étage montagnard.

4 — LES SAPINIÈRES

a) Dans l'aire du Hêtre, elles sont ordinairement associées à cette espèce et au cortège habituel des Hêtraies sous la forme la plus hygrophile de celles-ci ; elles entrent alors dans la **Série de la Hêtraie-Sapinière** dont il a été question ci-dessus. Pour des raisons qui seront indiquées dans le chapitre VII, il ne semble pas exister de motif valable pour séparer ces Sapinières des Hêtraies humides.

b) Dans la zone intermédiaire et dans l'axe intra-alpin, c'est-à-dire hors de la limite du Hêtre, la composition des Sapinières est un peu différente, notamment en raison de l'acidité de l'humus due à l'appauvrissement en Feuillus, et nous avons distingué une **Série interne du Sapin**, homologue de l'*Abietetum* classique des Alpes orientales (mais avec un type très particulier dans les Alpes maritimes).

c) En outre, le Sapin peut pénétrer dans la base du Subalpin (Sapinière à Rhododendron), formant la Série subalpine du Sapin qui peut remplacer la série subalpine de l'Épicéa dans des massifs où cette dernière espèce fait défaut.

5 — LES PINÈDES SYLVESTRES

Avec *Pinus sylvestris* nous abordons les difficultés que peut représenter une espèce dont la plasticité écologique est telle qu'elle parvient, comme le Chêne pubescent et le Hêtre, et davantage encore que ceux-ci, à représenter le climax de plusieurs séries bien distinctes, mais dont en outre le comportement, fortement influencé par des phénomènes de concurrence, n'est pas le même dans les différentes parties de la chaîne.

a) Pour comprendre la multiplicité des groupements dominés par le Pin sylvestre, il faut l'étudier d'abord dans la région où cette espèce présente sa plus grande extension, c'est-à-dire dans les Alpes sud-occidentales.

Le Pin sylvestre est l'essence forestière la plus représentée dans les Alpes du Sud : 25 % de la surface boisée dans les Alpes maritimes, probablement davantage en Haute-Provence. C'est aussi la plus ubiquiste, la moins exigeante écologiquement, celle enfin dont la flore associée est la plus variable. Non seulement il constitue ses propres séries, mais encore il occupe en tant que forêt de substitution (paraclimax) une partie importante de la surface d'autres séries.

Déjà dans l'étage collinéen, et plus précisément dans la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent, il peut concurrencer le Chêne et même le supplanter au point d'apparaître de prime abord comme le climax, du moins dans la partie supérieure de cette série.

Dans l'étage montagnard, il est l'arbre prédominant dans toutes les Alpes du Sud et il faut distinguer au moins deux séries ayant cet arbre comme groupement terminal : une **série mésophile**, surtout développée dans les Alpes externes où elle dispute la place à la Hêtraie ; une **série xérophile**, surtout représentée dans la zone intra-alpine et que nous avons nommée pour cette raison "série interne du Pin sylvestre".

Enfin il paraît être le seul arbre possible dans le Subalpin inférieur d'une partie des massifs de Haute-Provence, où n'existe à ce

niveau qu'une végétation très dégradée que nous avons nommée précédemment (1966) série supérieure du Pin sylvestre et qui sera décrite dans le chapitre VIII comme série **subalpine altiméditerranéenne**.

En outre le Pin sylvestre peut passer localement dans la série septentrionale du Chêne pubescent, dans la série de la Hêtraie mésophile et dans la partie supérieure de la série de l'Ostrya, et jouer aussi un rôle notable dans de nombreux groupements spécialisés : zones tourbeuses, suintements à *Molinia*.

Il est possible que l'importance que présente le Pin sylvestre dans les Alpes sud-occidentales par rapport au reste de la chaîne ait une raison paléogéographique simple : le Pin a eu une extension plus grande autrefois (dans le Tardi-glaciaire) et aurait été refoulé depuis par l'Épicéa et, dans une moindre mesure, par le Hêtre et les Chênes, notamment dans les parties périphériques du Nord des Alpes centrales, tandis que dans les Alpes sud-occidentales, il se serait beaucoup mieux maintenu du fait que l'Épicéa occupe peu de place et manifeste peu de pouvoir colonisateur. Cependant, l'avantage dû au climat subméditerranéen, qui favorise incontestablement les Pins vis-à-vis des feuillus et des résineux hygrophiles, suffit peut-être à expliquer cette différence.

b) Dans les Préalpes du Nord, de la Savoie à l'Autriche, et dans les Préalpes sud-orientales, le Pin sylvestre est éliminé en tant que climax régional par la concurrence du Hêtre. Il ne constitue plus alors qu'un climax stationnel, sous forme d'enclaves dans l'étage du Hêtre, sur les sols les plus pauvres : dolomies ou sables. On pourrait interpréter ces enclaves comme des lambeaux de la série mésophile du Pin sylvestre.

c) Dans la zone intra-alpine, il est à l'inverse totalement débarrassé de la concurrence du Hêtre, dans une certaine mesure aussi de celle du Sapin et ne subit que la concurrence de l'Épicéa. Encore ce dernier cède-t-il au Pin toute la place dans les vallées les plus continentales, où la série interne du Pin sylvestre se rencontre depuis le Vintschgau jusqu'à la vallée de l'Ubaye. Dans les parties

moins xériques, et dans les Zwischenalpen, cette série est par contre largement remplacée par la série interne de l'Épicéa (*Piceetum montanum*). A la latitude de transition entre les Alpes nord- et sud-occidentales s'observe une vicariance entre les divers faciès des deux séries internes du Pin sylvestre et de l'Épicéa, qui se remplacent progressivement et sont sensiblement à égalité dans la vallée de la Maurienne en Savoie.

6 — LES FORÊTS D'ÉPICÉA OU PESSIÈRES

La figure III-5A montre la répartition géographique de l'Épicéa dans l'ensemble de la chaîne et les différences importantes entre Alpes orientales et occidentales, du fait que l'espèce se trouve dans ces dernières en limite d'aire.

	ALPES EXTERNES	ZONE INTERMEDIAIRE	ALPES INTERNES
SUBALPIN SUPERIEUR		SERIE DU MELEZE ET DU CEMBRO <i>Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum</i>	
SUBALPIN INFÉRIEUR		SERIE SUBALPINE DE L'EPICEA <i>Piceetum subalpinum</i>	
MONTAGNARD	SERIE DE LA HETRAIE-SAPINIERE <i>Abieto-Fagetum</i>	SERIE INTERNE DU SAPIN <i>Abietetum albae</i>	SERIE INTERNE DE L'EPICEA <i>Piceetum montanum</i>
	SERIE MESOPHILE DU HETRE ET EN PARTIE HETRAIE-SAPINIERE <i>Fagetum silvaticae</i>		

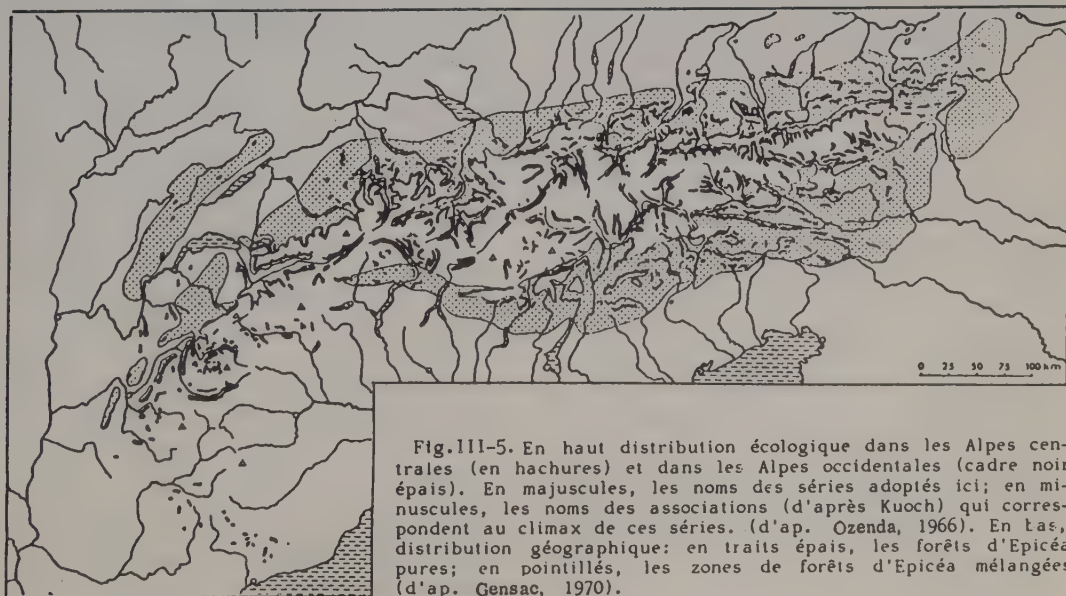


Fig.111-5. En haut distribution écologique dans les Alpes centrales (en hachures) et dans les Alpes occidentales (cadre noir épais). En majuscules, les noms des séries adoptés ici; en minuscules, les noms des associations (d'après Kuoch) qui correspondent au climax de ces séries. (d'ap. Ozenda, 1966). En bas, distribution géographique: en traits épais, les forêts d'Épicéa pures; en pointillés, les zones de forêts d'Épicéa mélangées (d'ap. Gensac, 1970).

Du point de vue écologique et phytosociologique, les pessières ne constituent pas un ensemble homogène, mais un groupe de convergence. Leur diversité est certainement la difficulté majeure de l'interprétation de la végétation des Alpes, et il n'est pas excessif de dire, comme Gaussen, que pour comprendre et faire comprendre la géographie botanique des Alpes il faut, dans un premier temps, faire complètement abstraction de l'Épicéa.

Les types de végétation dominés par l'Épicéa sont de quatre sortes :

a) Les vraies pessières. Ce sont, pour nous, les séries de végétation dont l'Épicéa est le climax ; elles sont au nombre de deux (fig. III-5B) :

— dans l'étage montagnard, la série **interne de l'Épicéa**, dont le climax correspond à l'association *Piceetum montanum*, et qui est pratiquement limitée aux Alpes centrales et orientales ;

— dans la moitié inférieure de l'étage subalpin, la série **subalpine de l'Épicéa** (*Piceetum subalpinum*) qui se présente dans toute la chaîne, aussi bien en zone interne que dans les Préalpes (à l'exclusion toutefois d'une grande partie des Alpes sud-occidentales).

Dans les vallées internes, ces deux séries se succèdent en altitude et sont souvent en continuité ce qui, joint à un certain appauvrissement floristique de l'une et l'autre, rend parfois malaisée la distinction entre elles.

b) Les faciès à Épicéa d'autres séries. Ainsi l'Épicéa est présent et généralement abondant dans la série dite de la Hêtraie-Sapinière, où il augmente d'importance avec l'altitude. Il est présent et abondant également dans la série interne du Sapin, qui caractérise les Alpes intermédiaires, et à un moindre degré dans la série mésophile du Hêtre. Enfin, il descend très fréquemment dans le niveau submontagnard de l'étage collinéen des massifs les plus humides.

c) Des groupements spécialisés, situés en enclaves dans les séries de l'étage montagnard et notamment dans la Hêtraie-Sapinière : *Asplenio-Piceetum*, *Sphagno-Piceetum*, etc.

d) Enfin les reboisements en Épicéa, qui occupent un peu partout dans les Alpes, comme dans toute l'Europe, des surfaces très importantes, et les enrésinements en Épicéa de divers groupements.

7 — LES PINS SUBALPINS

On sait que sous le nom collectif de *Pinus montana* ou *Pinus mugo*, on a longtemps réuni deux espèces à écologie essentiellement (mais non toujours) subalpine, qui sont reliées par de nombreux intermédiaires morphologiques, mais qui sont géographiquement séparées (fig. III-6) :

— le Pin Mugo proprement dit (*Pinus mugo* = *Pinus mughus*), ou Pin rampant, espèce orientale des Balkans, de l'Apennin et des Alpes de l'Est, qui atteint sa limite ouest en Suisse, mais qui récemment a été retrouvée en un certain nombre de stations isolées des Alpes occidentales ; de préférence calcicole, il constitue à l'étage subalpin des Préalpes une brousse de un à trois mètres de haut ("Mugetum") qui forme souvent une ceinture à la limite supérieure des forêts, au-dessus de la série subalpine de l'Épicéa. Mais il peut être également silicicole et la série du Pin Mugo est présente dans l'axe intra-alpin ;

— le Pin à crochets (*Pinus uncinata* = *Pinus mugo* ssp. *arborea*), arbre érigé, à aire couvrant les Alpes occidentales (avec des avant-postes dans les Alpes centrales) et les Pyrénées ; il faut y ajouter des stations isolées dans le Jura et le Massif Central. Comme le Pin Mugo, c'est une essence subalpine descendant souvent dans la partie supérieure de l'étage montagnard ; assez indifférent au sol, peu exigeant écologiquement, il occupe les places laissées libres par l'absence de concurrence des autres espèces subalpines, et en particulier les karsts calcaires des massifs externes ou les adrets de la zone intra-alpine. Dans le premier cas (Préalpes calcaires nord-occidentales, de la Haute-Savoie au Vercors) se constitue une série **préalpine du Pin à crochets** ; dans le second cas, il s'agit d'un faciès important, que nous considérons même comme une sous-série, de la série intra-alpine du Pin Cembro et du Mélèze.



Fig.III-6. Les Pins du groupe "Pinus montana" dans les Alpes. 1 et 2, le Pin à crochets, *Pinus uncinata*: 1, un exemplaire subalpin remarquablement développé; 2, un pied souffreteux croissant dans une tourbière de moyenne montagne; 3 et 4, le Pin rampant, *Pinus mugo*: 3, un exemplaire particulièrement développé à branches noueuses rampantes sur le sol puis redressées; 4, un exemplaire plus maigre croissant sur une pente. Les quatre dessins sont à la même échelle (adapté d'après Schröter).

Au-dessous, l'aire des deux espèces: en quadrillé, le Pin à crochets limité aux Alpes occidentales et centrales; en hachures verticales, le Pin mugo limité aux Alpes orientales (les formes intermédiaires et présumées hybrides n'ont pas été figurées ici).

8 — LES MÉLEZEINS ET LA CEMBRAIE

Rappelons que dans les Alpes centrales et orientales, le Mélèze est partout présent, mais avec un maximum relatif dans la partie intra-alpine (voir chap. II, fig. II-2) ; le Pin cembro

a une distribution analogue, mais il est relativement peu abondant dans les massifs préalpins du Nord et du Sud, son maximum intra-alpin étant beaucoup plus accusé que celui du Mélèze, qui l'accompagne le plus souvent et à côté duquel il joue, dans cette zone intra-alpine, un rôle physiognomique et phytosociologique très important. Aussi les auteurs

d'Europe centrale désignent-ils presque toujours cette formation subalpine interne du nom du Cembro, qui en est une excellente caractéristique à la fois sur le plan théorique par sa fidélité au groupement et sur le plan pratique par sa relative fréquence.

Dans les Alpes occidentales, qu'elles soient du Nord ou du Sud, et même dans l'Ouest de la Suisse, la situation est très différente. L'aire du Mélèze est strictement limitée à la zone interne proprement dite dont elle fournit alors une définition très correcte, et les Mélèzeins y sont si étendus, si bien venus et également si purs que la notion d'étage du Mélèze s'impose de prime abord. En comparaison de son compagnon, le Pin cembro fait pâle figure ; dans les Alpes du Nord, il déborde un peu l'aire du Mélèze puisqu'on le trouve dans la zone intermédiaire, mais il est toujours et partout relative-

ment rare ; il est presque absent des Alpes du Sud sauf dans le Mercantour.

Comme nous le verrons dans l'étude de l'étage subalpin au chapitre VIII, nous avons maintenu pour l'ensemble de la chaîne une série unique, mais très polymorphe, du Cembro et du Mélèze. Toutefois, ce dernier se rencontre fréquemment dans d'autres séries : d'une part dans tout l'étage montagnard, où il descend fréquemment en colonisant notamment les espaces laissés vacants par les anciennes cultures (fig. III-7) ; d'autre part, mais dans les Alpes sud-occidentales seulement, dans la partie Est de la série subalpine altiméditerranéenne et dans la série subalpine de l'Épicéa. Dans toutes ces situations en dehors de la série Cembro-Mélèze proprement dite, il se comporte comme un peuplement de substitution (voir ci-après, E).



Fig.III-7. Un aspect de "l'étage du Mélèze". Vue du vallon du Casset, dans le versant oriental du massif du Pelvoux, Dauphiné. Le Mélèze forme ici une bande continue et dense entre les altitudes de 1 500 et 2 400 m ; mais il s'agit d'une "formation" et non d'un étage homogène. A la base (a), les peuplements lâches proviennent en grande partie de la recolonisation de prairies et de cultures et appartiennent à l'étage montagnard supérieur, dans lequel l'arbre s'est étendu vers le bas ("Mélèzein de descente"). Tout en haut (c), d'autres peuplements lâches correspondent au Subalpin supérieur (zone de combat). Entre les deux (b) mélèzein dense correspondant au Subalpin inférieur et moyen.

E — La question des forêts de substitution

Dans les Alpes comme ailleurs, les peuplements résineux ont souvent occupé une partie importante de l'espace qui reviendrait à des climax feuillus : soit que ces résineux aient été favorisés par l'homme pour des raisons sylvicoles, soit qu'ils aient été les premiers à conquérir, du fait de leur croissance plus rapide et de leurs moindres exigences, des espaces libres provenant de l'érosion ou de défrichement.

Les Pins, que les forestiers traitent volontiers de "nomades", sont au premier rang de ces forêts de substitution :

— remplacement :

- . du Chêne-vert par le Pin d'Alep dans le Méditerranéen inférieur calcaire ;
- . du Chêne-liège par le Pin maritime dans le Méditerranéen siliceux ;
- . du Chêne pubescent par le Pin maritime dans le Méditerranéen supérieur ;
- . du Chêne pubescent par le Pin sylvestre dans le Supraméditerranéen ;
- . du Hêtre par le Pin sylvestre dans une grande partie du Montagnard sec ;
- . de divers feuillus par le "Mélèzein de descente" dans les cultures et pâturages montagnards abandonnés.

D'autre part, des résineux peuvent jouer le rôle d'essence de substitution vis-à-vis d'autres résineux :

— remplacement :

. du Sapin par le Pin sylvestre dans une partie du Montagnard des Alpes maritimes ;

. de l'Épicéa par le Mélèze dans une partie de la Pessière subalpine.

Très souvent, on voit l'essence climacique repousser sous le couvert du peuplement de substitution et parvenir, avec ou parfois sans l'aide du sylviculteur, à reprendre sa place : notamment dans le premier et dans les deux derniers des huit exemples cités ci-dessus. Mais les surfaces couvertes par les groupements de substitution restent énormes : un tiers peut-être de la Chênaie pubescente des Alpes du Sud est remplacé par une Pinède sylvestre dense, souvent continue avec la Pinède de l'étage montagnard en constituant d'immenses peuplements qui paraissent physionomiquement homogènes jusqu'à masquer totalement les limites d'étage.

F — Tableau des séries et principes suivis dans leur description

Le tableau ci-joint (fig. III-8) indique l'ensemble des séries distinguées dans ce livre ; elles sont classées, en fonction de leur écologie, d'une part d'après leur appartenance aux étages, d'autre part d'après leur caractère soit xérique ou hygrophile, soit calcicole ou silicicole (bien entendu, ces deux dernières

notions, l'une climatique et l'autre édaphique, sont théoriquement indépendantes ; mais l'observation montre qu'elles vont souvent de pair, et de toute façon la disposition représentée par la figure n'a qu'une valeur indicative et approximative).

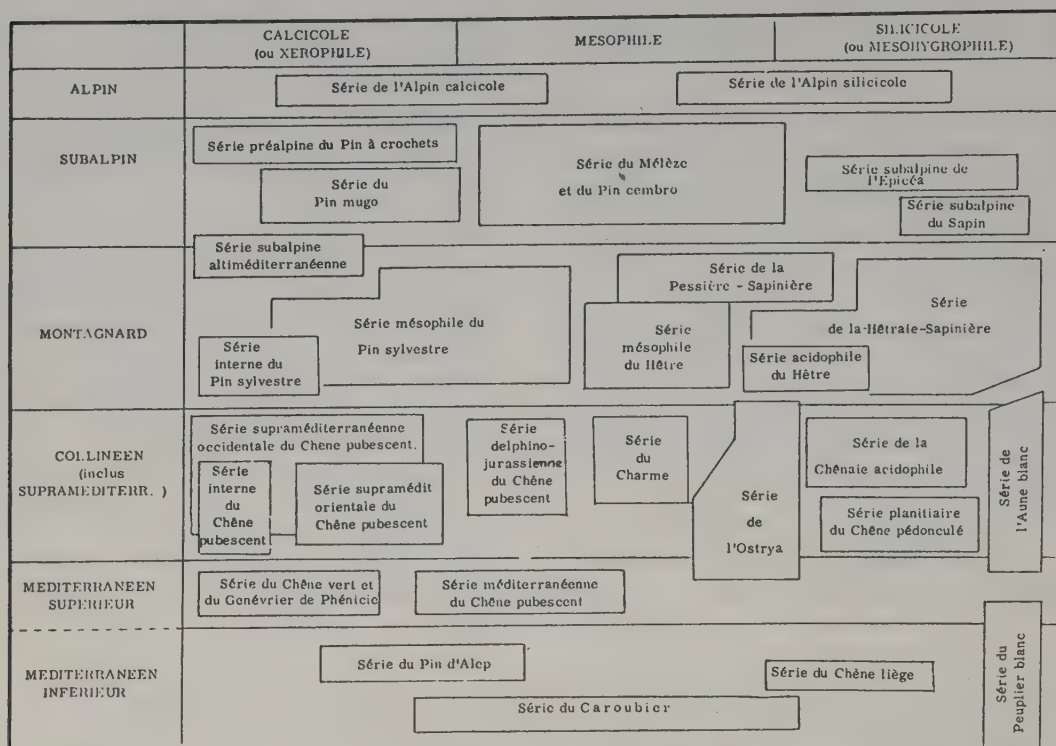


Fig. III-8A. Disposition schématique des séries de végétation des Alpes en fonction de leur écologie.

Si la figure III-8 permet de situer les unes par rapport aux autres les séries qui composent le tapis végétal de la chaîne alpine, elle ne donne par contre qu'une idée grossière de leur écologie. Celle-ci sera précisée plus loin, à propos de chaque série ; mais dès maintenant, il est intéressant de montrer de quelle manière on peut avancer dans sa connaissance, notamment grâce à l'apport de la Cartographie. Les figures III-9 à III-12 illustrent cette démarche.

La figure III-9 reproduit un diagramme de Rey, relatif aux séries des Alpes maritimes et utilisant les données de la feuille Nice (Ozenda, 1962) de la carte de la végétation de la France à 1/200.000. Pour établir les aires ombrothermiques de chaque série, c'est-à-dire les parties du diagramme en T et P (T, température moyenne annuelle, P précipitations moyennes annuelles), Rey évalue pour un certain nombre de points, situés sur la carte à l'intérieur d'une série donnée, les précipitations estimées à partir d'un carton pluvio-

thermique, et la température dont on sait qu'elle est une fonction linéaire de l'altitude A (en fait, le diagramme est établi en fonction de P et A). La dimension croissante des aires ombrothermiques lorsqu'on s'élève en altitude est un artefact dû à ce que l'on dispose pour la haute montagne d'indications moins précises et que la dispersion des points pour les séries situés en altitude est donc plus grande.

Dans la figure III-10, relative aux Alpes nord-occidentales, le principe est un peu différent. Parmi les stations météorologiques de la Savoie et du Dauphiné, ont été sélectionnées celles qui se trouvent nettement à l'intérieur d'une série de végétation déterminée, et peuvent donc être considérées comme donnant directement une valeur de P et T représentative de cette série et par suite un point figuratif sur le diagramme. Ainsi l'enveloppe de tous les points correspondant à la Chênaie à Charme, figurés ici par des triangles, définit les exigences écologiques

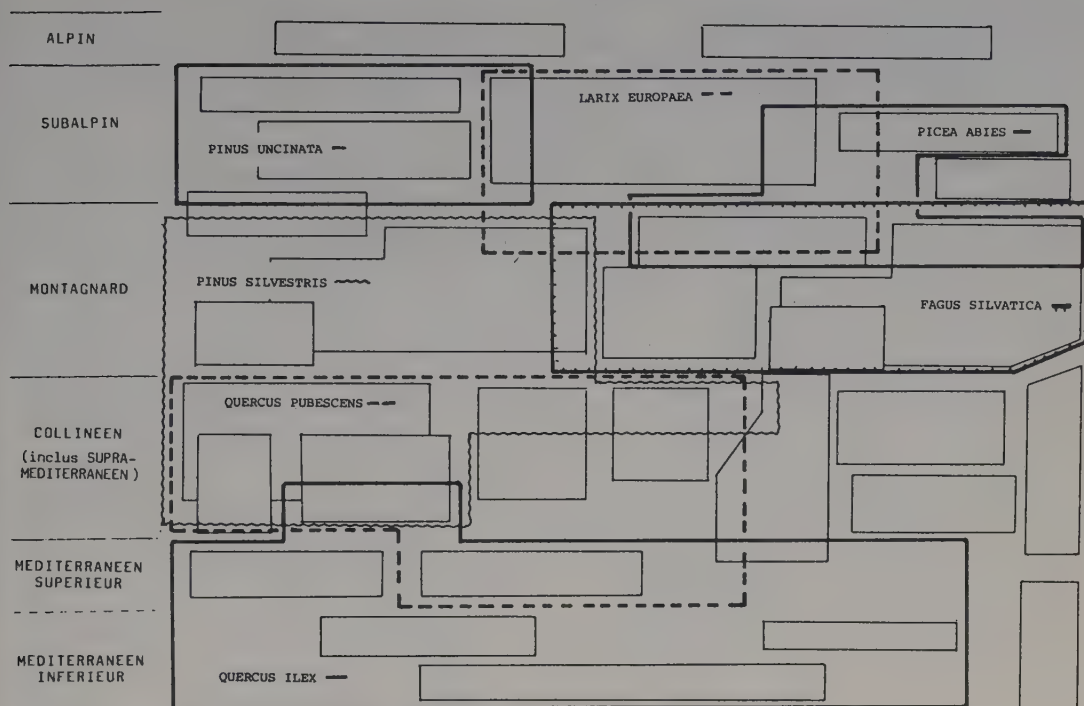


Fig. III-8B. Répartition de quelques essences forestières dans les différentes séries. Les cadres en trait fin représentent les séries de la figure III-8A, à la même place. Les cadres épais représentent la niche écologique des arbres forestiers dont le nom est indiqué. On voit que chacun de ces arbres occupe plusieurs séries (de 3 à 7 séries différentes); il en résulte diverses conséquences dans la dénomination des séries: 1) aucune d'elles ne porte le nom du Chêne vert, ce qui pourrait paraître à première vue surprenant; 2) la plupart du temps, une série est désignée par un nom d'arbre suivi d'un qualificatif, ce qui est absolument nécessaire pour une dénomination univoque; 3) il n'y a rien de commun entre le concept physiognomique de formation et la définition de l'unité biologique que constitue la série.

de cette formation : précipitations annuelles comprises entre 1.000 et 1.500 mm., température moyenne annuelle comprise entre 8° et 11°. Réciproquement, le fait qu'une localité donnée, dépourvue de mesures météorologiques, se trouve dans la série de la Chênaie à Charme implique que les valeurs de P et T en cette localité sont, avec une forte probabilité, comprises entre les extrêmes indiqués ci-dessus : un tel diagramme devient ainsi un instrument d'analyse écologique (Ozenda, 1978).

A la différence des deux cas précédents, qui traitent des données brutes (A, P, T) il est également possible de construire des diagrammes utilisant des paramètres synthétiques pour caractériser l'écologie des séries. La figure III-11, établie par Aulitzky pour les Alpes orientales, est un diagramme (P, T)

où se trouvent explicitées les valeurs de l'angle de continentalité de Gams (voir plus haut chap. I). Elle montre, clairement séparées, trois séries qui sont respectivement localisées dans les Préalpes, dans les Zwischenalpen et dans l'axe intra-alpin.

Les chapitres VI à IX comportent la description systématique des étages et des séries de végétation des Alpes.

Le même ordre n'a pu être suivi dans toutes les séries : tantôt la répartition de la série est indiquée avant sa composition et son dynamisme, tantôt c'est le contraire : dans chaque cas a été adoptée la rédaction qui paraissait la plus claire, compte tenu des problèmes particuliers à chaque série et de ses relations avec les autres séries.

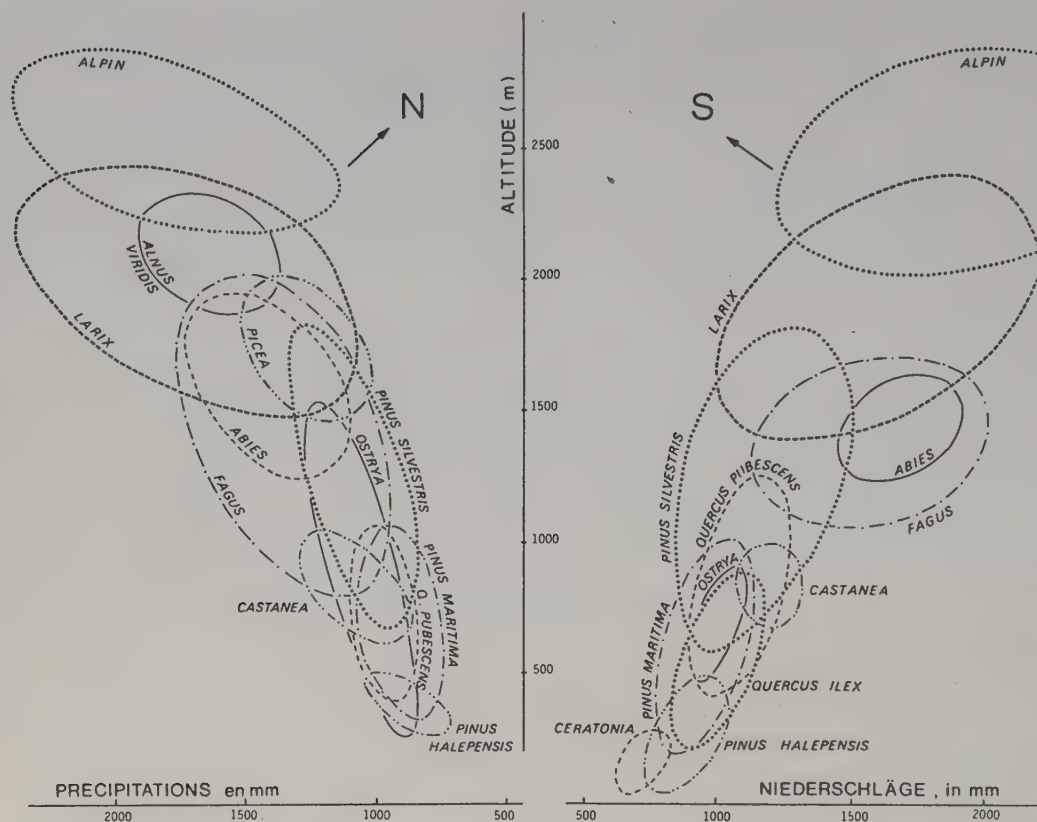


Fig. 111-9. Diagrammes écologiques en fonction des précipitations (en abscisse) et de l'altitude elle-même en fonction de la température (en ordonnée) pour les espèces forestières des Alpes maritimes. Ces diagrammes ont été établis par Rey, 1960, d'après les levés préliminaires à la feuille NICE (Ozenda, 1962) de la Carte de la Végétation de la France à 1/200 000.

Les groupements sont décrits d'une manière succincte, mais avec renvois précis aux travaux où l'on trouvera une description détaillée ; les tableaux de relevés ont tous été supprimés.

Les groupements climatiques ou sub-climatiques ont été décrits avec plus de détail, ce qui est d'autant plus justifié que les forêts occupent dans les Alpes un bon tiers de la superficie. Les autres groupements ont été décrits plus simplement et les petits groupements de falaises, stations rudérales, etc. ont été seulement cités ou même omis. Les groupements permanents ou azonaux (rochers, tourbières, ...) ont été compris dans la description des séries à l'intérieur desquelles ils sont enclavés.

Enfin rappelons que les stades pionniers, ou même les pelouses et parfois les landes, peuvent être communs à deux ou plusieurs séries d'un même étage, voire de deux étages voisins, et qu'il n'y avait pas lieu d'en répéter plusieurs fois la description ou la mention : ainsi les groupements d'éboulis calcaires à *Rumex scutatus* sont à peu près identiques dans les étages collinéen, montagnard et même dans le bas du Subalpin et peuvent être considérés comme communs à sept ou huit séries différentes.

Il faut noter aussi que les séries hygrophiles n'ont parfois pas de stades de dégradation propre, mais empruntent ceux de la série xérophile ou mésophile la plus voisine : ainsi les Chênaies à Charme, qui représentent un Collinéen de type moyen, se dégradent

fréquemment en Dauphiné dans des landes à Genévrier et à Prunellier très affines des stades de dégradation de la Chênaie pubes-

cente ; les Hêtraies mésophiles passent à des landes très voisines de celles qui résultent de la dégradation des Pinèdes sylvestres, etc.

Fig.III-10. Aires ombrothermiques des séries de végétation dans les Alpes françaises du Nord (d'après Dobremez et Vartanian). Pour la clarté de la figure, certaines de ces séries seulement ont été représentées ici. 1, série subméditerranéenne du Chêne pubescent, qui dans cette région n'est représentée que dans la vallée du Rhône; 2, série préalpine du Chêne pubescent; 3, série interne du Chêne pubescent, plus froide que les deux précédentes; 4, série du Charme pour laquelle on a représenté par des triangles la position des points figuratifs qui ont servi à déterminer le contour de l'aire (ces points n'ont pas été représentés pour les autres séries, pour éviter de surcharger la figure); 5, série de la Hêtraie-Sapinière; 6, série intra-alpine de l'Épicéa; 7, série intra-alpine du Pin sylvestre; 8 série mésophile du Hêtre; 9, série subalpine de l'Épicéa; 10, série du Pin cembro. La température moyenne annuelle diminuant de droite à gauche du graphique, les séries se succèdent suivant leur étagement en altitude: les n° 1 et 4 appartiennent à l'étage collinéen; 5 et 6, à l'étage montagnard; 9 et 10, à l'étage subalpin. Le cas de la série 8 est particulier: on voit que son aire ombrothermique, dont le contour est figuré en pointillé, est beaucoup plus vaste que les autres, ce qui laisse penser qu'elle est hétérogène et qu'il est nécessaire de reprendre en détail son étude afin de la subdiviser éventuellement; on peut dès maintenant indiquer que la partie commune avec la série 5 correspond aux Hêtraies mésohygrophiles, que la partie commune avec la série 4 correspond aux Hêtraies submontagnardes, la partie comprise entre les deux aires 4 et 5 aux Hêtraies à Sesslerie et Céphalanthère; la signification de la partie basse de l'aire ombrothermique est moins claire. On voit, à propos de cette série, qu'un tel diagramme, qui résulte d'une analyse cartographique, peut vérifier et même orienter l'analyse des écosystèmes obtenue par d'autres méthodes.

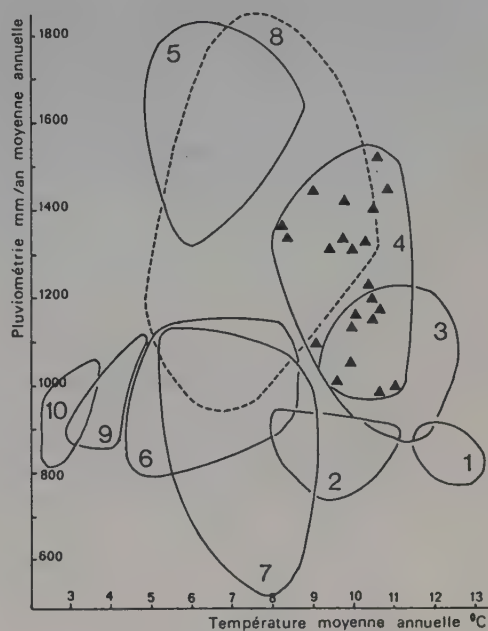
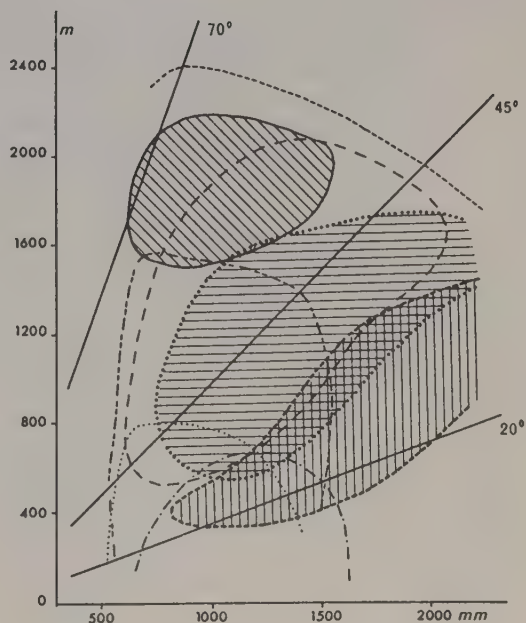


Fig.III-11. Diagrammes précipitations-altitude pour quelques formations végétales des Alpes. Les trois aires hachurées correspondent respectivement à la série du Pin cembro et du Mélèze (A), à la Sapinière intra-alpine des zones intermédiaires (B) et à la Hêtraie-Sapinière des Préalpes (C). Les trois droites obliques correspondent aux valeurs 70°, 45° et 20° de l'angle de continentalité de Gams (d'après Aulitzky, 1974, modifié).



IV

Les grandes divisions biogéographiques régionales

Nous avons ébauché à la fin du chapitre I une *première division écologique* des Alpes (fig. I-31), reposant sur leur morphologie, leur géologie et leur climat, qui tous trois ont des conséquences évidentes dans la structure du tapis végétal. Dans le chapitre III ont été définis des étages et des séries dynamiques de végétation en tant qu'ensembles biocénotiques structurés. Nous pouvons maintenant franchir *une nouvelle étape* dans la connaissance intégrée de la végétation des Alpes en décrivant la disposition relative des grandes unités de végétation (étages et séries) dans les différentes parties de la chaîne, c'est-à-dire en étudiant en quelque sorte l'anatomie de cette chaîne, essentiellement à l'aide de *coupes transversales commentées*.

Il est à nouveau nécessaire de traiter séparément les Alpes orientales et occidentales, que tout oppose. Nous commencerons par les Alpes orientales, plus simples et longtemps beaucoup mieux connues. Une coupe de leur partie médiane et typique (A et fig. IV-2) sera accompagnée de la description des différents secteurs qu'elle traverse, et suivie de l'étude de la modification aux deux extrémités de ces Alpes orientales (B et C). Nous verrons ensuite la partie Est des Alpes occidentales, Suisse centrale et Piémont (D), qui a encore une direction générale Est-Ouest, et qui dans une certaine mesure prolonge les structures précédentes. Enfin nous examinerons les Alpes occidentales proprement dites, c'est-à-dire la partie de la chaîne qui est de direction générale Nord-Sud et que nous diviserons en trois segments : Savoie-Val d'Aoste (E), Haute-Provence et Piémont moyen (F), Alpes maritimes et ligures (G).

Une carte détaillée des secteurs et sous-secteurs, affinant celle qui terminait le chapitre I, et une matrice de la répartition des séries dans les étages des différents secteurs formeront la conclusion de ce chapitre.

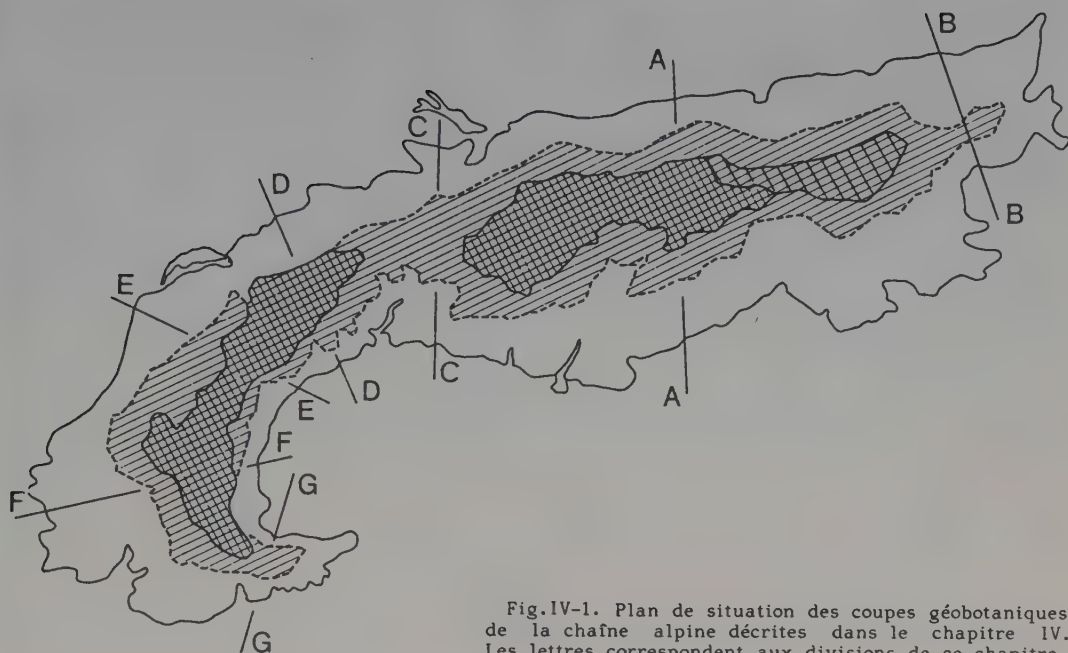


Fig.IV-1. Plan de situation des coupes géobotaniques de la chaîne alpine décrites dans le chapitre IV. Les lettres correspondent aux divisions de ce chapitre.

A — Coupe des Alpes orientales dans leur partie médiane

Il existe de nombreuses coupes des Alpes orientales proposées par différents auteurs, difficilement comparables entre elles parce que la définition des étages n'y est pas toujours la même et aussi parce qu'il n'est souvent pas tenu compte de la translation de la limite altitudinale quand on passe du Nord au Sud : il en résulte un certain flottement dans le Collinéen et le Montagnard (sous-étage submontagnard) et au niveau de la base du Subalpin (sous-étage oréal).

Nous nous référons ici uniquement au plus récent de ces schémas, celui de Mayer et Hoffmann, partiellement reproduit dans la figure IV-2A, et dont nous donnons en IV-2B une réinterprétation en accord avec les principes exposés ci-dessus. Les deux interprétations demeurent d'ailleurs très voisines, mais il était utile de bien préciser à cette occasion leurs équivalences. Nous ajouterons ci-après quelques données sur les trois divisions phytogéographiques longitudinales.

Alpen - Südabfall

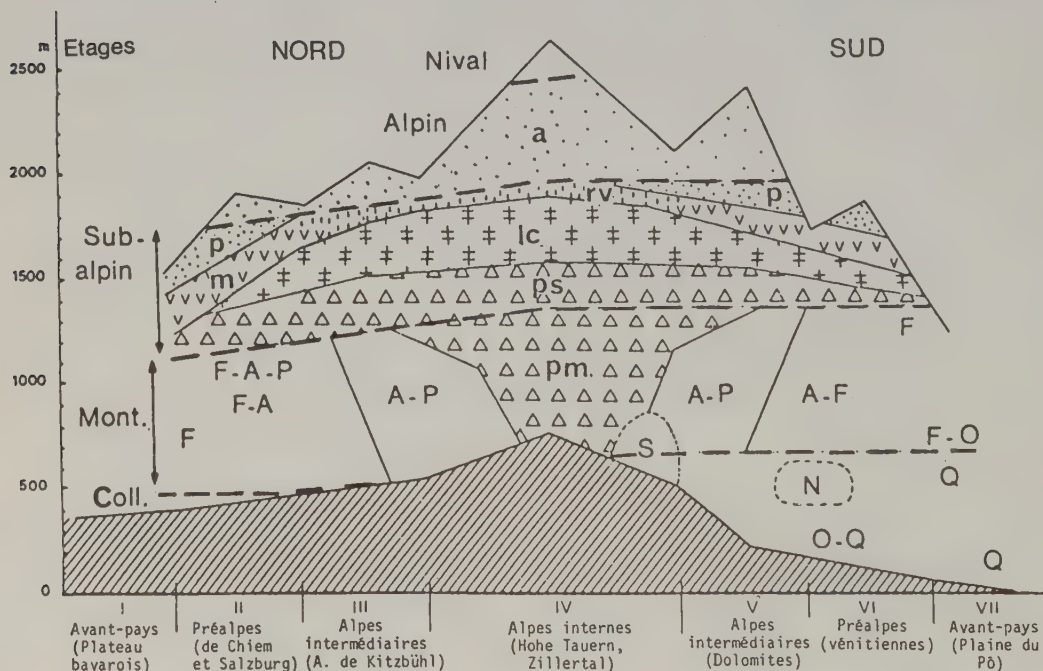
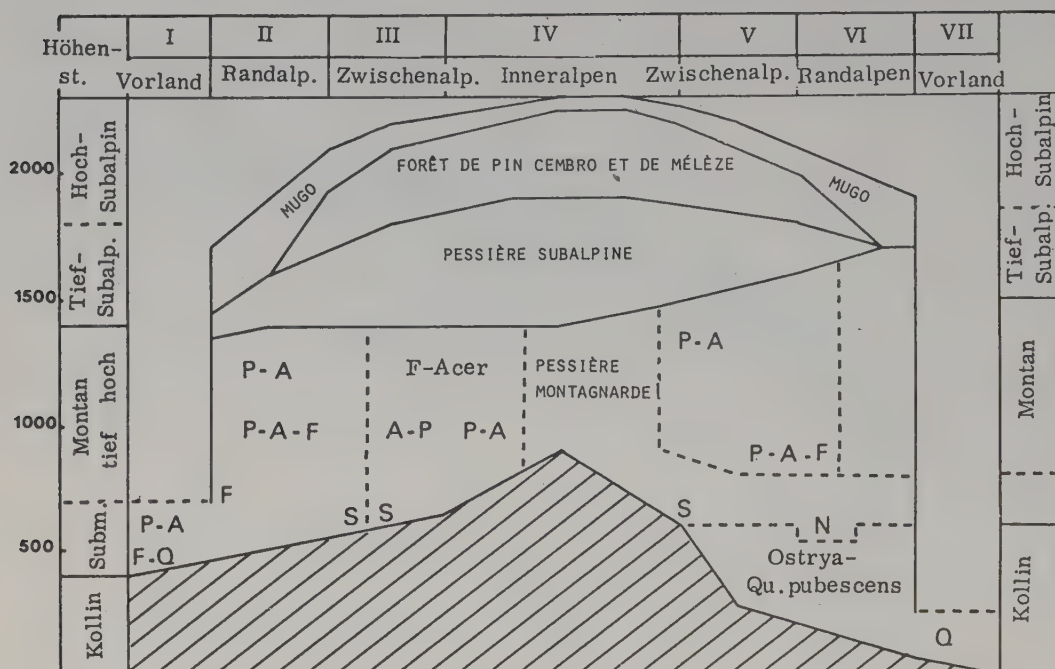


Fig.IV-2. Coupe géobotanique des Alpes orientales. A la partie supérieure, reproduction de la coupe donnée par H. Mayer (1974), simplifiée. A la partie inférieure, la même coupe modifiée selon l'interprétation des limites d'étages proposées dans le présent volume. a, étage alpin; p, pelouse subalpine; m, brousse de Pin mugo; rv, *Rhodeto-Vaccinietum*; lc, série de *Larix* et *Pinus cembra*; ps, *Piceetum subalpinum*; pm, *Piceetum montanum*; F, *Fagus*; A, *Abies*; P, *Picea*; S, *Pinus sylvestris*; N, *Pinus nigra*; O, *Ostrya*; Q, *Quercus* sp. (dans la figure supérieure, Q désigne *Quercus robur*).

1 — LE SECTEUR DES PRÉALPES NORD-ORIENTALES

Il comprend les Alpes bavaroises, la lisière septentrionale du Tyrol jusqu'à la vallée de l'Inn, et les Préalpes de Haute- et Basse-Autriche. L'existence d'un avant-pays (plateau bavarois) relativement élevé et froid a pour conséquence de repousser vers le Nord, à quelque distance du pied de la chaîne, l'étage collinéen (fig. IV-3) ; le climat très humide détermine une dilatation du complexe de la Hêtraie-Sapinière et en particulier son extension altitudinale qui peut atteindre localement un millier de mètres, entre 400

et 1.400 m. Des descriptions précises des associations végétales forestières de ce secteur ont été données par Mayer (1959), Lippert (1966), Köstler et Mayer (1974), Thiele (1977) pour les Alpes de Berchtesgaden, par Seibert (1968) pour l'ensemble des Alpes bavaroises et par Zukrigl (1973) pour la Haute-Autriche ; un exemple de la distribution altitudinale de ces associations est résumé par la figure IV-4. Celles-ci sont homogènes tout le long des Préalpes nord-orientales, dans lesquelles on peut toutefois établir des sous-secteurs basés surtout sur une hygrophilie décroissante de l'Ouest vers l'Est (H. Mayer, 1974 ; voir fig. IV-15).



Fig. IV-3. Répartition géographique des Chênaies autour des Alpes orientales. En tirets et hachures lâches, le contour de la chaîne alpine.

Dans les Alpes sud-orientales, en bordure de la plaine du Pô, les Chênaies et les Chênaies-Ostryaies (4) sont situées à l'intérieur de la chaîne du fait que l'étage collinéen s'élève jusqu'aux environs de 800 m. Sur la bordure orientale, les chênaies acidiphiles (3) et les Chênaies de type pannonique (2) sont immédiatement adjacentes à la chaîne. Par contre les chênaies à Charme de type médio-européen, encore contiguës à la chaîne en Basse Autriche (1a) sont rejetées vers le Nord en Bavière (1b) du fait que l'avant-pays alpin est formé d'un plateau qui se situe dans l'étage submontagnard ; quelques chênaies se trouvent toutefois dans les vallées des Préalpes du Nord, la principale (1c) dans la vallée de l'Inn.

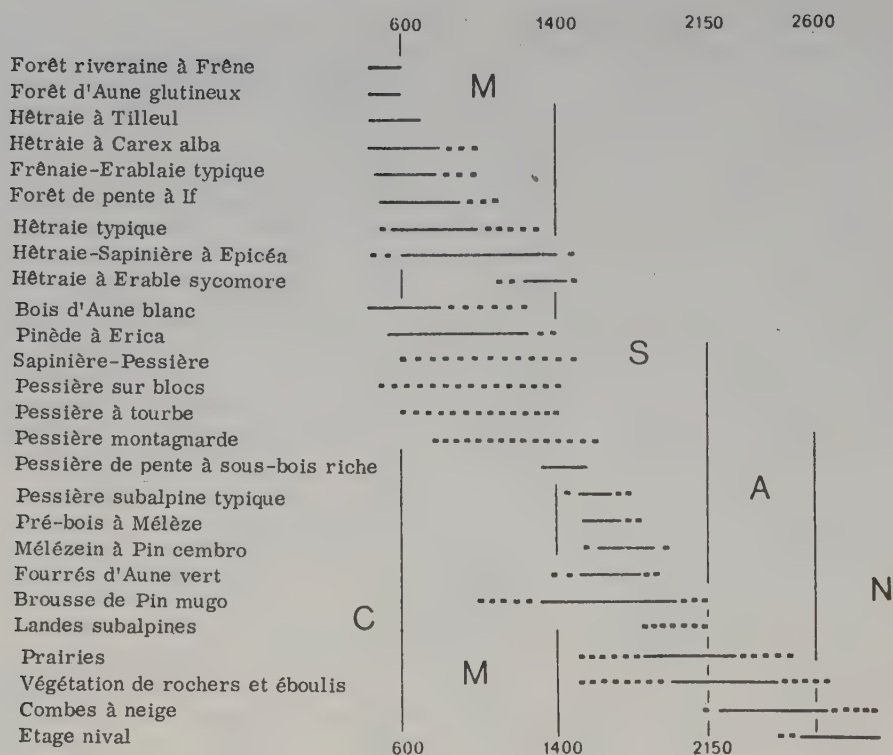


Fig. IV-4. Principaux groupements décrits par H. Mayer, 1959, dans les Alpes de Berchtesgaden, classés suivant leur amplitude altitudinale (en traits pleins, la distribution principale; en pointillés les altitudes occasionnellement atteintes) et leur appartenance aux étages de végétation: C, Collinéen; M, Submontagnard et Montagnard; S, Subalpin; A, Alpin; N, nival.

Deux particularités, concernant essentiellement le niveau submontagnard, sont intéressantes : a) l'abondance des tourbières, surtout dans la partie bavaroise, ce qui a pour conséquence une meilleure connaissance de l'histoire post-glaciaire des Alpes dans cette région (fig. IV-5, et plus haut fig. II-17) ; b) la présence de groupement à *Pinus* à déterminisme édaphique, plus abondants en Autriche (*Pinus sylvestris* essentiellement, *P. nigra* dans la partie la plus orientale). La carte d'Autriche de H. Wagner (1971) donne la localisation de ces tourbières et de ces pinèdes (fig. VI-18).

2 — L'AXE INTRA-ALPIN

Il est typique au Tyrol, où a été établie la distinction maintenant classique entre l'axe proprement dit très continental, représenté notamment par la région de l'Ötztal et les massifs qui l'entourent, et les Alpes intermédiaires : Alpes de Kitzbühl au Nord et Dolomites septentrionales au Sud. Les cartes à 1/100.000 de la végétation du Tyrol de Schiechl et coll. (depuis 1967) donnent l'essentiel de la description de cet axe, pour lequel les travaux climatologiques de Fliri (voir fig. VII-12) apportent une aide importante à l'écologiste.

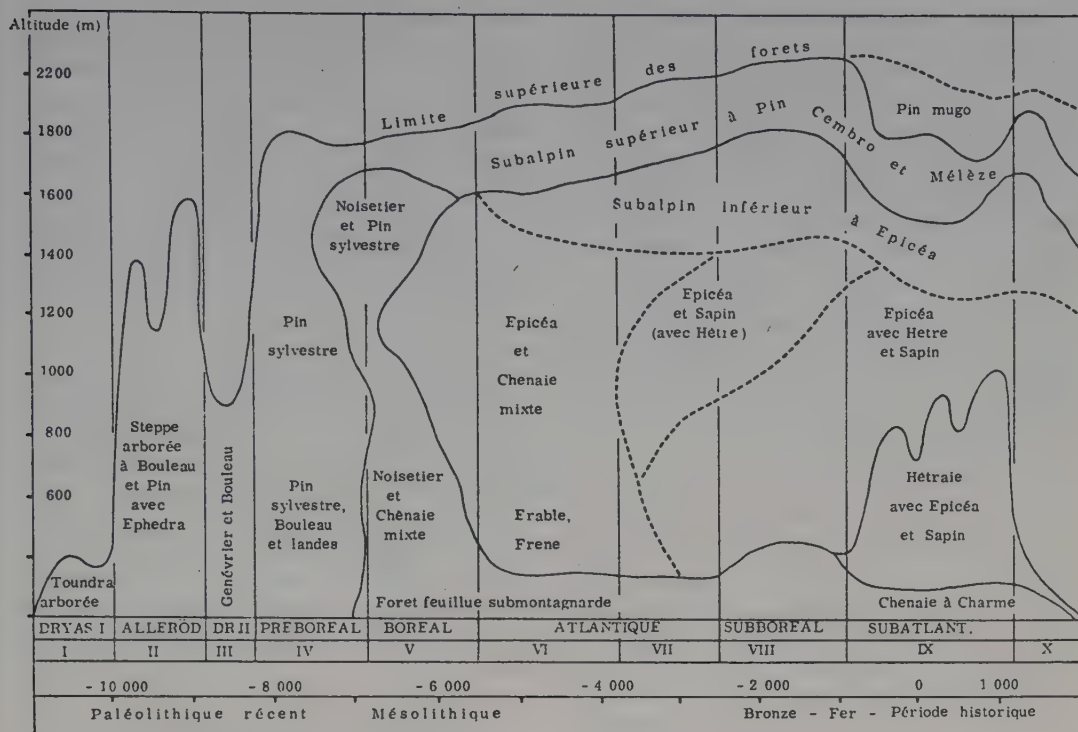


Fig. IV-5. Histoire post-glaciaire de la végétation forestière dans les Alpes nord-orientales et mise en place des actuels étages de végétation (d'après Mayer, 1966). Les limites d'étages ont atteint une altitude maximum au subboréal. Par la suite, la limite des forêts s'est abaissée de 400 m environ; cette régression est due pour moitié à la dégradation du climat et pour l'autre moitié à l'action anthropique qui a dégradé le Subalpin supérieur et conduit au remplacement des forêts proprement dites par les pâturages et les brousses de Pin mugo. De même, le Montagnard supérieur avec Sapins et Hêtres a perdu du terrain à sa limite supérieure au profit du Subalpin inférieur à Epicéa.

Vers l'Ouest, la partie la plus interne de l'axe se dilate considérablement en constituant un pôle de continentalité qui comprend le Haut-Adige (bassin du Vintschgau, massif du Stelvio) et la haute vallée de l'Inn (Engadine), dont l'étude plus détaillée sera faite à propos de l'étage montagnard sec (chap. VII, B).

Vers l'Est au contraire, cette partie interne perd progressivement son caractère continental et représente un passage vers les conditions écologiques des Alpes intermédiaires qu'il encadrent (Haut Bassin de la Mur).

3 — LES ALPES CALCAIRES SUD-ORIENTALES

Ce secteur correspond aux Alpes calcaires du sud mais il n'est pas ici exclusivement préalpin, car dans sa partie septentrionale, formée notamment des Dolomites, l'altitude est assez élevée et le climat encore relativement continental : ce partage des Dolomites entre l'axe interne et les Préalpes est une question non encore résolue. D'une manière générale, ce secteur phytogéographique reste peut-être le moins bien connu de toute la chaîne ; il n'en existe pas de carte d'ensemble de la végétation, si ce n'est à petite échelle (Mayer, 1977).

Pendant longtemps, jusque vers 1950, les vues des phytogéographes sur ces Alpes sud-orientales n'étaient pas très claires. C'est ainsi que l'on réunissait sous le nom de "secteur insubrien" une vaste bande correspondant à toute la région des lacs de Haute Italie, du lac d'Orta jusqu'au lac de Garde ; quant aux Préalpes piémontaises, vicentines et vénitiennes, elles n'avaient été pratiquement étudiées que sous l'angle floristique.

Dans une analyse phytosociologique détaillée de l'étage collinéen des Préalpes lombardes, c'est-à-dire du secteur insubrien *sensu lato* des anciens auteurs, Oberdorfer (1964) a distingué nettement :

a) un **secteur insubrien proprement dit** (qui se trouve réuni plus loin, en C-D et dans les fig. I-31 et IV-15, aux Préalpes piémontaises), à l'ouest du lac de Lugano et jusqu'aux environs de Biella, dans lequel le Collinéen est formé d'associations dépendant du *Carpinion* et du *Quercion roboris*, affines de la végétation médio-européenne du versant nord des Alpes, avec introduction massive de plantes cultivées de type laurifolié dans les parties riveraines des lacs ;

b) un **secteur gardésan**, qu'occupe au contraire, sur sol calcaire prédominant, un complexe d'affinités subméditerranéennes, tant dans sa végétation naturelle que dans les cultures. Dans la partie préalpine de ce secteur gardésan, l'étagement de la végétation a été décrit par Pitschamnn et al., (1959) et

par Reisigl (1964). L'aspect le plus original en est l'existence d'un étage collinéen de caractère subméditerranéen, qui borde la plaine padane et s'élève jusqu'à 800 m. et parfois 1.000 m. ; on peut le diviser en deux niveaux :

— un niveau subméditerranéen inférieur, dit généralement à tort méditerranéen, caractérisé physionomiquement par une formation rupicole à Chêne vert et par la présence d'Olivier ;

— un niveau subméditerranéen supérieur correspondant essentiellement à la série de l'Ostrya, sauf dans des enclaves siliceuses qui sont alors occupées par une Chênaie à Châtaignier. La profonde pénétration de la vallée moyenne de l'Adige favorise une remontée de cette végétation thermophile et représente dans ce secteur une sorte de golfe comparable, en plus vaste, à celui de la moyenne Durance dans le secteur haut-provençal (voir ci-après, F1).

Au-dessus vient un étage montagnard à Hêtre (cf. chap. VII, B3c) et un subalpin où l'Épicéa et le Mélèze cèdent l'essentiel du terrain aux brousses de Pin mugo.

Cet étagement est très différent de celui qui s'observe dans les Alpes occidentales, par exemple en Haute-Provence, mais il n'est pas sans analogie (Ozenda, 1966 et 1969) avec celui du secteur préligure décrit plus loin, en G.

B — La terminaison orientale des Alpes (fig. IV-6)

Les caractères géobotaniques des Préalpes du Nord et du Sud restent ici sensiblement analogues à ce qu'ils étaient dans la partie de la chaîne qui vient d'être décrite, mais par contre l'axe intra-alpin est beaucoup moins

continental et n'appartient plus qu'aux Alpes intermédiaires (essentiellement Hêtraies-Pessières de caractère acidophile). Une coupe de la chaîne à ce niveau a été donnée par Zukrigl (1973) (fig. IV-7).



Fig. IV-6. La terminaison orientale des Alpes. La coupe B-B' correspond à la figure suivante 7.

A l'extrémité de la chaîne, dans les **Préalpes de Styrie** que nous proposons d'appeler **secteur suprapannonique**, l'axe cristallin de la chaîne disparaît à l'Est directement sous les sédiments de la plaine hongroise et forme là des **Préalpes siliceuses**, contrairement aux autres secteurs préalpins. Avec l'abaissement de l'altitude, l'étage alpin est peu développé ; le Subalpin est représenté surtout par des pâturages et quelques formations à *Épicéa*. L'étage montagnard est dominé par des *Hêtraies* acidophiles, elles aussi très infiltrées d'*Épicéa*. Dans l'étage collinéen le calcaire reparaît en partie et cet étage comporte une mosaïque de différentes *Chênaies* dans lesquelles la sécheresse de la région pannonique détermine la dominance

de *Quercus pubescens* et de *Quercus cerris*.

Plus au sud, les **Préalpes calcaires** reparaissent dans la région formant les confins entre la Vénétie, la Carinthie et la Slovénie, et plus précisément dans les massifs des **Alpes carniques**, des **Karawanken** et des **Alpes juliennes** (fig. IV-8). Le Collinéen y est dominé par la série de l'Ostrya, le Montagnard par des *Hêtraies* de différents types, le Subalpin par l'*Épicéa* et le Pin mugo, mais ces deux derniers étages sont fortement infiltrés de *Mélèze*. Le Collinéen contient en outre des surfaces importantes de peuplements de Pin noir, et l'Alpin est remarquable par les très nombreuses endémiques. (fig. II-23, 24 et 26).

VERSANT NORD DE LA CHAÎNE

VERSANT SUD DE LA CHAÎNE

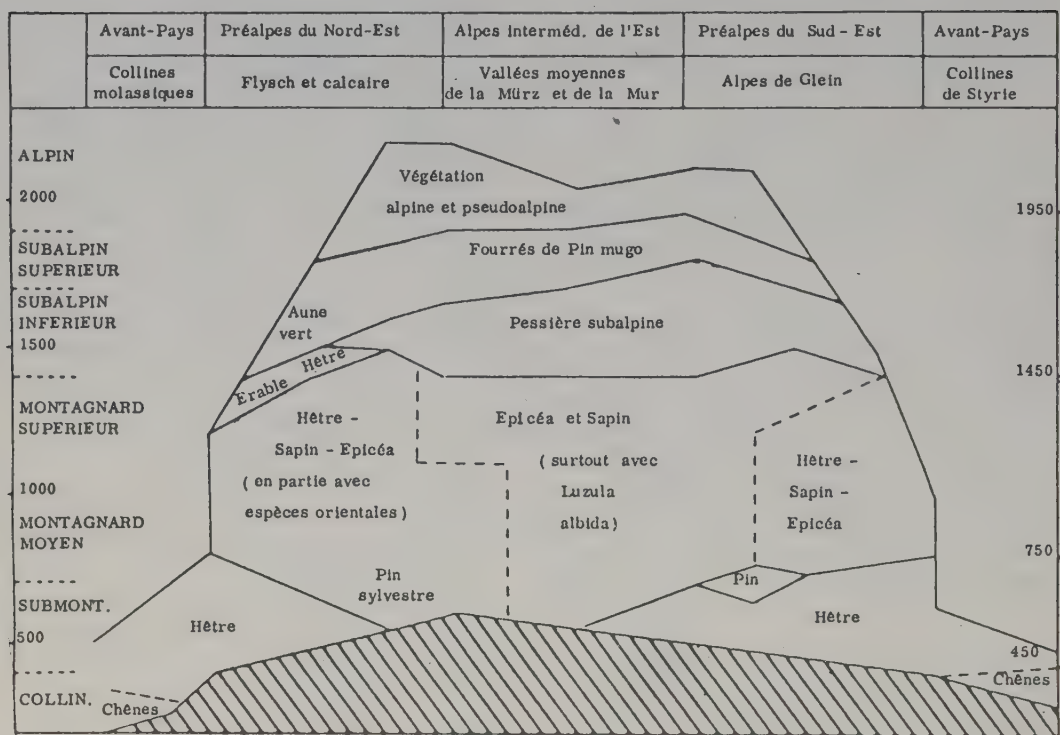


Fig. IV-7. Coupe géobotanique des Alpes dans leur extrémité orientale (d'après Zukril, 1973), modifié.

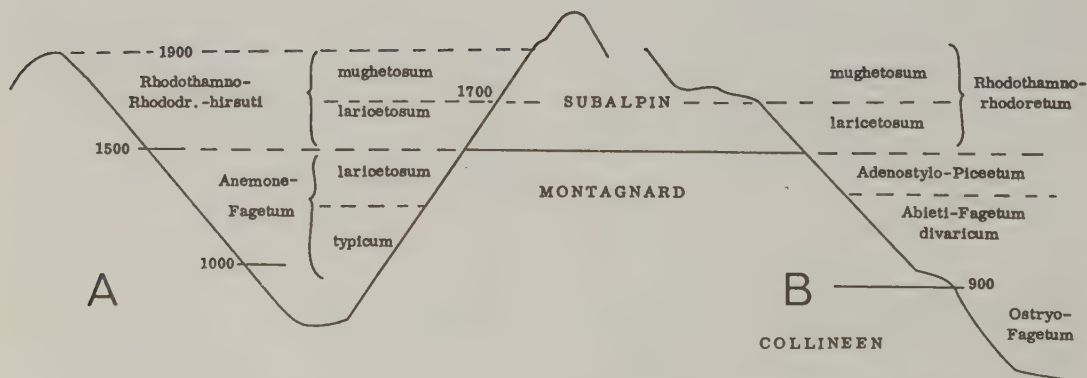


Fig. IV-8. Profils géobotaniques dans deux massifs des Alpes sud-orientales. A, Alpes Juliennes et Karawanken; B, Alpes de Savinja. d'après Puncer et Zupancic, modifié).

C et D — Les Alpes dites centrales

Les régions correspondant aux coupes C et D sont souvent groupées par les géographes sous le nom d'Alpes centrales, du fait notamment que c'est la partie de chaîne dans laquelle se situent les principales voies de communication. Mais du point de vue phytogéographique, l'autonomie des Alpes centrales est beaucoup moins évidente, et la zone Rhin supérieur-Tessin apparaît comme une simple charnière entre les Alpes orientales et occidentales.

Dans l'ouest des Alpes orientales, en C, la continentalité de la chaîne est interrompue par la profonde coupure que représentent le bassin supérieur du Rhin du côté nord et la vallée du Tessin du côté sud. Ces deux entailles permettent la pénétration des vents humides, et du point de vue écologique les groupements préalpins dessinent deux lobes profonds, relayés vers l'intérieur par les Alpes intermédiaires qui se rejoignent dans la région du Grimsel-Pass et du Saint-Gothard

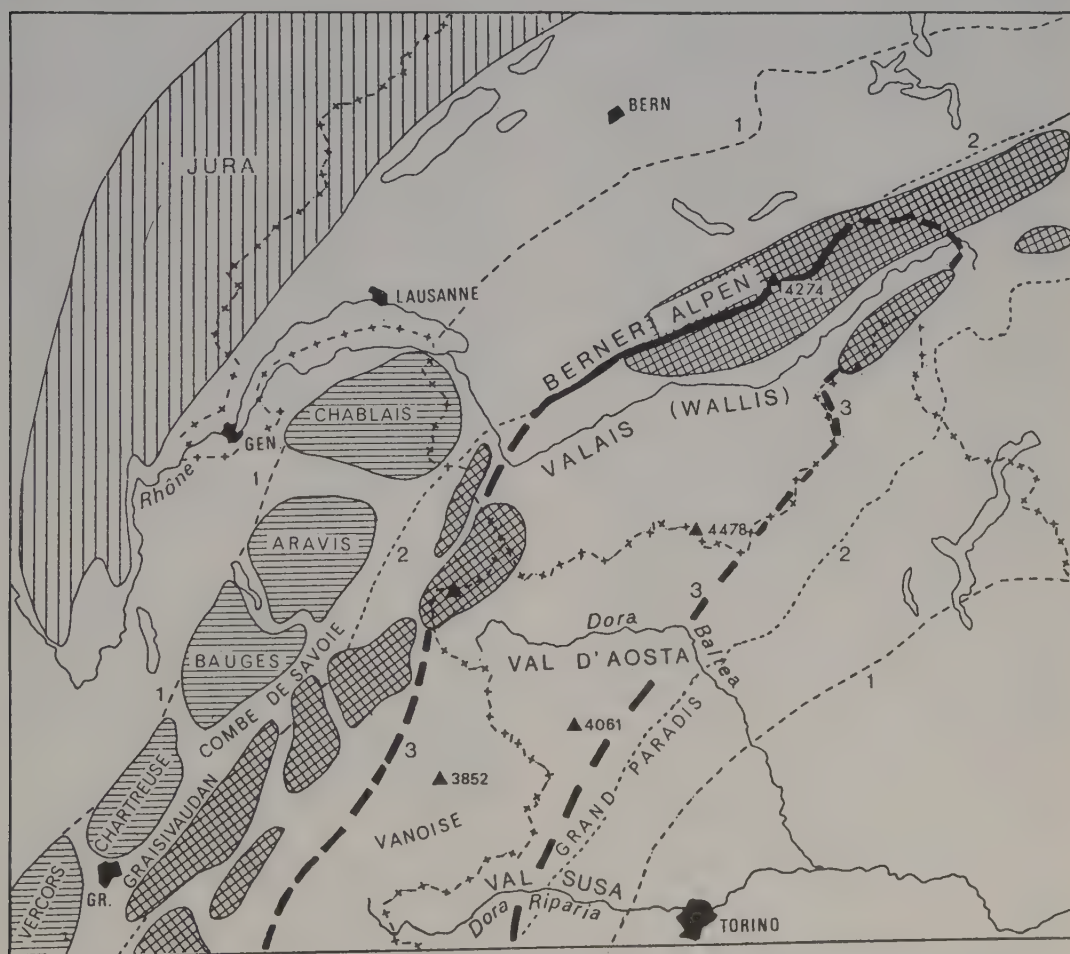


Fig.IV-9. Alpes centrales et nord-occidentales. 1, 2 et 3, limites externes des Préalpes, de la zone intermédiaire et de la zone intra-alpine, respectivement. (Dans les Alpes bernoises, 2 et 3 coïncident).

en cisailant complètement l'axe continental : on peut traverser toute la chaîne sans que l'angle de Gams s'élève au-dessus de 45° (cf. fig. I-26). Du côté tessinois, les formations siliceuses des nappes pennines remplacent, dans les Préalpes, le calcaire du secteur gardésan, et par suite le Collinéen acidophile à *Quercus petraea* et *Castanea* se généralise en constituant l'essentiel de la végétation proprement insubrienne, qui se prolonge plus à l'ouest dans le nord du Piémont et qu'il faut soigneusement distinguer, comme l'a montré Oberdorfer (voir ci-dessus, en A3) de la végétation gardésane.

Le segment D correspond à la moitié ouest des Alpes suisses et au nord-ouest des Alpes piémontaises (fig. IV-9). Il prolonge la disposition longitudinale générale des Alpes orientales, accentuée encore par le long sillon du Valais, mais présente toutefois de notables différences dans sa végétation.

Dans les Préalpes du nord, la structure des étages collinéen et montagnard est sensiblement la même que plus à l'est, mais dans l'étage subalpin le Pin mugo est progressivement remplacé par le Pin à crochets (fig. IV-10). Les Alpes intermédiaires s'effilent dans ce segment et disparaissent presque : du côté du Nord parce que la haute crête du massif de l'Aar représente une coupure franche entre son versant nord qui est encore de caractère préalpin et son versant sud qui représente le flanc septentrional du Valais ; du côté du sud parce que les Alpes piémontaises sont ici relativement étroites, très arrosées et que les reliefs majeurs entre elles et le Valais représentent également une coupure franche. La zone préalpine piémontaise est presque totalement siliceuse ; Chêne pubescent et *Ostrya* cèdent la place à la Chênaie à Châtaignier, et les hêtraies à *Luzule* dominant dans le Montagnard.

La profonde entaille du Valais (Haut-Rhône) permet à l'étage collinéen de s'infiltrer loin au cœur de la chaîne ; cet étage est ici

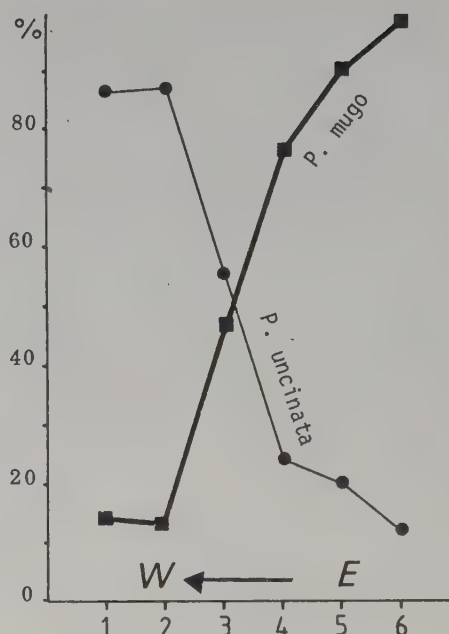


Fig. IV-10. Remplacement progressif du Pin mugo par le Pin à crochets, d'Est en Ouest dans l'étage subalpin des Alpes suisses. La statistique a été établie à l'aide de la Carte de la Végétation au 1/200 000 de Schmid. Les Alpes suisses ont été divisées en 7 bandes méridiennes de 50 km de largeur et dans chacune d'elles l'importance relative des deux espèces a été évaluée d'après la proportion des signes représentatifs de l'une et de l'autre figurant dans la carte (près d'un millier de signes au total).

représenté par une chênaie pubescente continentale, presque totalement remplacée par des vignes et par une pinède sylvestre de substitution. Au-dessus vient un étage montagnard occupé essentiellement par le climax du Pin sylvestre, mais comportant, comme aussi en Val d'Aoste, d'importantes sapinières en ubac, ce qui semble un caractère différentiel de ces vallées par rapport au Briançonnais plus continental où le Sapin est très localisé.

E — Les Alpes nord-occidentales (Savoie, Dauphiné du nord, Val d'Aoste, Alpes turinoises)

A ce niveau la chaîne s'infléchit assez brusquement pour prendre la direction nord-sud, et les grandes divisions longitudinales deviennent moins évidentes. Toutefois une coupure franche, représentée par la vallée moyenne de l'Isère et connue sous le nom de "sillon alpin" ("Grésivaudan" dans sa partie sud, entre Grenoble et Montmélian ; "Combe de Savoie" dans sa partie nord, entre Montmélian et Albertville) sépare les massifs siliceux internes des Préalpes calcaires (fig. IV-9 et IV-11). Celles-ci forment une chaîne de massifs bien individualisés : du Nord au Sud, le Chablais, les Aravis, les Bauges, la Chartreuse et le Vercors. Les deux premiers ont une structure phytogéographique qui les rapproche encore des Préalpes suisses, et on y retrouve d'ailleurs les dernières stations d'espèces orientales comme *Rhododendron hirsutum* ou *Carex firma* ; par contre, Bauges, Chartreuse et Vercors ont des caractères méridionaux, attestés notamment par l'importance que prennent dans l'étage collinéen les Chênaies pubescentes à Buis, caractères qui se retrouvent jusque dans la moitié sud du Jura et qui nous ont conduit à la distinction d'un secteur dit "delphino-jurassien" (cf. chap. VI et X). Les associations végétales montagnardes en sont bien connues, notamment à la suite des travaux de Ch. Bartoli (1962). Le Subalpin est remarquable par le développement d'une série spéciale du Pin à crochets sur les tables urgiennes karstiques ; l'étage alpin est pratiquement absent.

La netteté de la coupure topographique est géologique que représente le sillon alpin (fig. IV-11), la tradition géographique qui fait passer là une limite absolue entre Préalpes et Alpes internes, ont longtemps masqué le fait qu'en biogéographie il n'en va pas du tout de

même et qu'il faut distinguer ici également une zone d'Alpes intermédiaires, ce que seuls les travaux détaillés de levé de la carte de la végétation ont pu mettre en évidence. Le cas des massifs siliceux dits centraux (Mont-Blanc, Beaufort, Grand Arc, Belledonne, Taillefer) est en réalité complexe. Leur flanc occidental, très arrosé, porte encore des formations végétales de type nettement préalpin : dans les étages collinéen et montagnard, les groupements sont très analogues à ceux des massifs préalpins, avec seulement les nuances qu'impose le substrat siliceux. Mais l'étage subalpin est très différent, la formation du Pin à crochets est très infiltrée de Pin cembro et représente une variante de la série intra-alpine du Cembro et du Mélèze. Le flanc oriental de ces massifs est beaucoup plus continental, mais c'est toutefois à des régions plus orientales encore, la Vanoise, le Val d'Aoste en amont du coude de Saint-Vincent, et le Haut Val de Suse, qu'il faut réserver la dénomination de zone interne. Quant à la zone préalpine piémontaise, elle est ici encore beaucoup plus effilée que dans le segment précédent et se réduit à une vingtaine de kilomètres de largeur.

Bien que l'on considère souvent que le passage des Alpes nord-occidentales aux Alpes sud-occidentales se fait très brusquement le long de la ligne de partage des eaux entre le Drac et la Durance, (et plus précisément sur une ligne jalonnée par les cols de la Croix-Haute, de Bayard et du Lautaret), cette notion essentiellement climatologique n'est pas exacte pour la végétation, qui montre au contraire un passage très graduel. Ce passage ne se fait d'ailleurs pas au même niveau dans les trois zones longitudinales ; et ce que nous avons défini précédemment (Ozenda, 1966 et 1981) sous le nom de "région de transition"

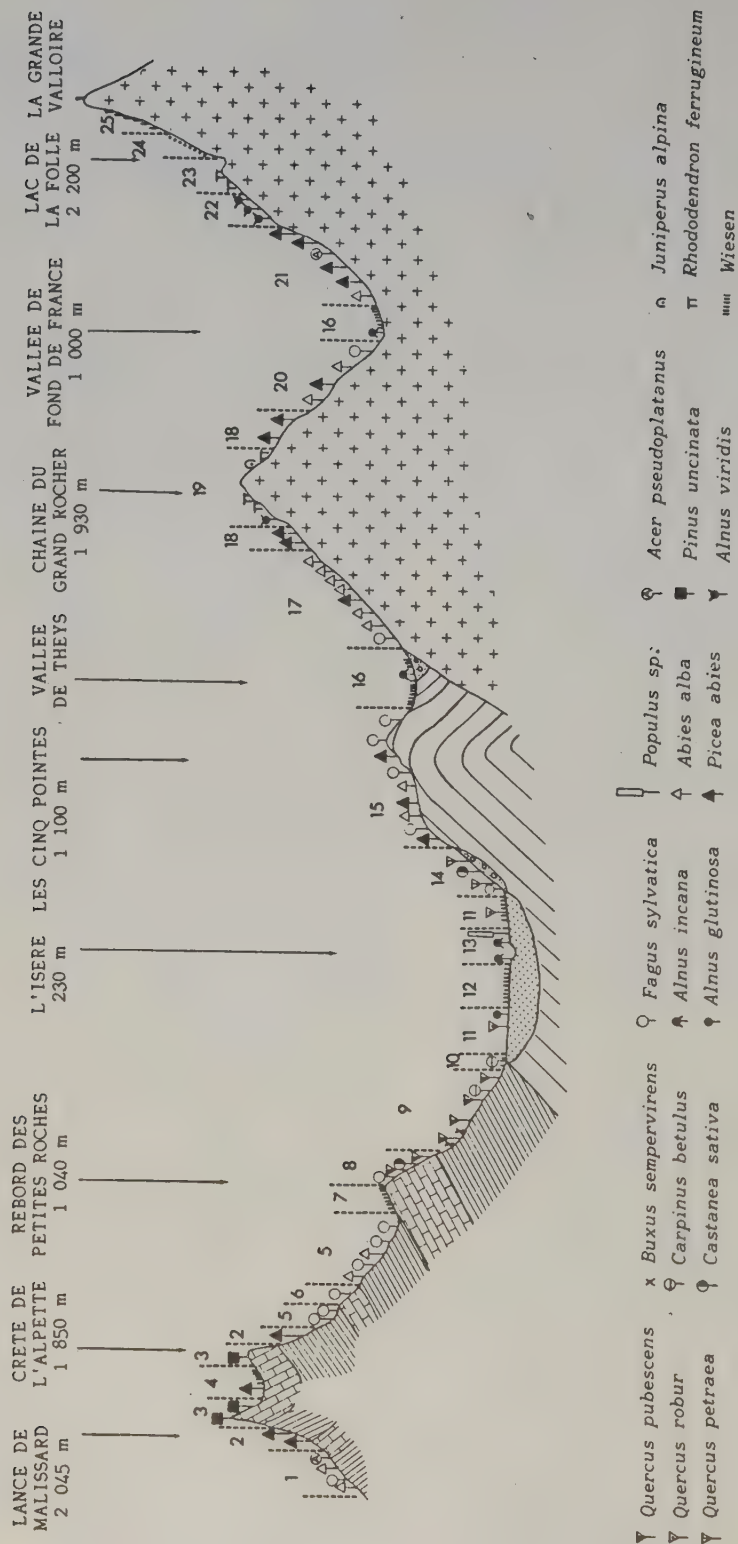


Fig. IV-11. Coupe géobotanique du sillon alpin immédiatement au Nord de Grenoble: à gauche, rebord oriental du massif calcaire de la Chartreuse; au centre, plaine alluviale de l'Isère appelée ici Grésivaudan; à droite, versant occidental du massif cristallin de Belledonne (d'après Richard et Pautou, 1983).

forme une bande oblique d'une trentaine de kilomètres d'épaisseur allant du sud du Vercors à la Moyenne Maurienne (haute vallée de l'Arc). La végétation de la Maurienne est très bien connue par les travaux de Bartoli (1966) : on y trouve, juxtaposés en mosaïque, des types de forêts d'Épicéa caractéristiques des vallées internes septentrionales jusqu'en Tarentaise (haute vallée de l'Isère) et des types de forêts de Pin sylvestre vicariants des précédents dans les Alpes du Sud et qui remontent

jusqu'en Briançonnais. Du fait de la grande longueur de la vallée de la Maurienne, le passage d'une zone à l'autre se fait très progressivement et, parmi les Pinèdes sylvestres, les types mésophiles et internes s'intriquent et se remplacent d'un versant à l'autre de la vallée suivant l'orientation de celle-ci. Du point de vue pédologique, la Maurienne est aussi remarquablement intermédiaire entre Tarentaise et Briançonnais (Cadel, 1980).

F — Les Alpes sud-occidentales (fig. IV-12)

1 — LE SECTEUR PRÉALPIN HAUT-PROVENÇAL

Au sud de la ligne de partage des eaux Drac-Durance, la partie préalpine forme du point de vue biogéographique ce que nous nommons secteur haut-provençal. Elle est profondément entaillée par la moyenne Durance qui la sépare en deux parties, est et ouest.

a) La partie Ouest a la forme d'un vaste quadrilatère de 100 km de haut et 70 de large environ. Compacte et de topographie confuse, elle comprend du nord au sud les pentes sud du Vercors, le Diois, le Bochain, les Baronnie, le chaînon Ventoux-Lure et le Plateau de Saint-Christol. Le collinéen est ici fortement teinté de remontées méditerranéennes : il est constitué entièrement par la série supra-méditerranéenne occidentale du Chêne pubescent, dans laquelle le Pin sylvestre joue un rôle important de forêt de substitution (voir plus haut, chap. III) surtout dans le Diois. Un sous-étage inférieur plus thermophile occupe des surfaces notables et sera décrit plus loin avec la série. Dans le Montagnard alternent, suivant les expositions, les séries mésophiles du Hêtre et du Pin sylvestre. Les deux étages, collinéen et montagnard, s'intriquent profondément et déterminent une grande diversité de paysages végétaux en dépit du peu de variété biocénotique. L'altitu-

de ne permet que localement (Crêtes du Ventoux, sommet de la Montagne de Lure, Montagne de Céüse) quelques placages de Subalpin, intermédiaires entre la série du Pin à crochets et la série altiméditerranéenne. Bien détaché au sud du bassin d'Apt, le chaînon du Lubéron se voit souvent refuser l'appartenance au système alpin, mais rien dans sa végétation ne nous semble justifier cette exclusive ; il est remarquable par quelques Hêtraies et des reboisements de Cèdres et représente le plus septentrional (et le plus important) des chaînons qui parsèment la Provence occidentale jusqu'à la Sainte-Baume.

b) La partie Est a la forme d'un croissant qui s'étire de Gap à Grasse ; sa largeur est d'une trentaine de kilomètres, un peu plus dans le Sud. Dans sa moitié septentrionale, une végétation préalpine haut-provençale assez voisine de celle du système Diois-Baronnies, mais enrichie en Pin sylvestre, parvient à la faveur de la profonde dissection par la Durance et ses affluents et par le bassin de Gap, à amincir la zone intermédiaire et à transférer presque au contact de celle-ci d'importantes remontées subméditerranéennes (Sumac, Genévrier oxydèdre). Une originalité de ce sous-secteur est le grand développement du Subalpin chauve de type altiméditerranéen, dans la région du Haut-Verdon en particulier. C'est dans cette partie également que se trouve l'essentiel des reboisements en Pin noir des Alpes du Sud.

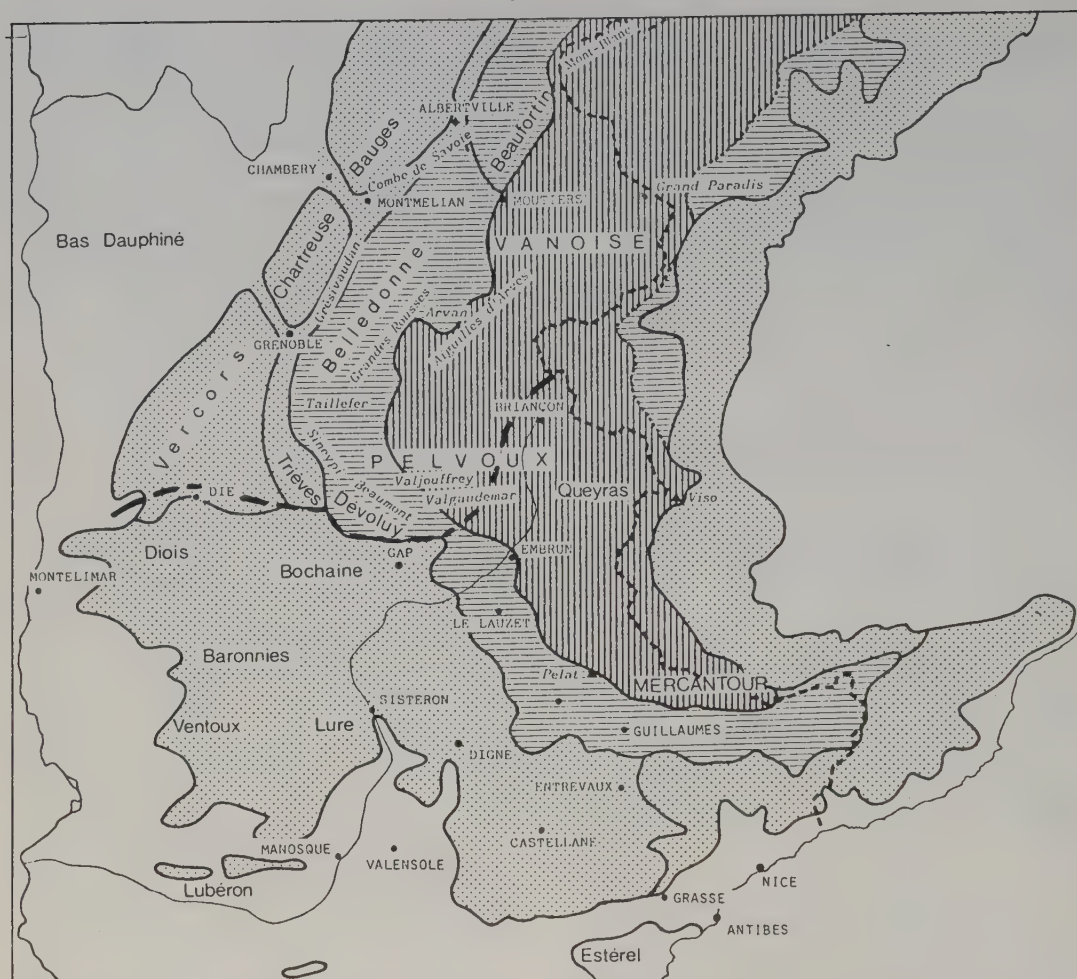


Fig.IV-12. Zones et secteurs dans les Alpes occidentales. En pointillé, la zone préalpine; en hachures horizontales, la zone des Alpes intermédiaires; en hachures verticales, la zone intra-alpine (d'après Ozenda, 1982). Pour le détail des secteurs et leur description, se reporter au texte et à la figure suivante.

c) La terminaison sud-orientale du croissant haut-provençal appartient déjà aux Alpes Maritimes (arrondissement de Grasse). La Hêtraie se cantonne à des ubacs privilégiés, tandis que l'essentiel du Montagnard est envahi par la série mésophile du Pin sylvestre dont un faciès à Sapin domine dans les bassins supérieurs du Loup et de l'Estéron. De grands plateaux karstiques, les "Plans", véritables causses, prolongent ceux des Pré-

alpes de Castellane et tombent sur la Moyenne Provence par une ligne d'importantes falaises (rebord alpin) qui séparent franchement le Supraméditerranéen à Chêne pubescent du Mésoméditerranéen situé à leur pied. Ce sous-secteur déborde de trois ou quatre kilomètres vers le nord la section horizontale du cours du Var, d'Entrevaux à Villars, et il est remplacé ensuite, jusque vers Daluis et Beuil, par la zone intermédiaire.

2 — LA ZONE INTERMÉDIAIRE

Elle est représentée du Nord au Sud par les vallées occidentales du Pelvoux (Valse-nestre, Valjouffrey, Valgaudemar), puis par les reliefs méridionaux du Champsaur, enfin les massifs du Cheval Blanc et du Saint-Honorat et le bassin de Seyne. Des avant-postes de Mélézeins se juxtaposent à d'importantes Hêtraies ou à des Sapinières, dont celle de Boscodon est célèbre. Mais l'ensemble de la zone est marqué par l'importance du Pin sylvestre, largement dominant sur le Chêne pubescent dans l'étage supraméditerranéen et sur le Hêtre dans l'étage montagnard.

3 — LA ZONE INTRA-ALPINE

Elle commence par le bassin du Briançonnais, qui correspond probablement à la partie la plus xérique de toute la chaîne alpine. L'étage montagnard y est presque entièrement le domaine de la série interne du Pin sylvestre ; seuls quelques ubacs peuvent être rapportés à la série mésophile, mais sont généralement occupés par un Mélézein de substitution. Le Pin à crochets et le Méléze se partagent le Subalpin, avec quelques beaux peuplements de Pin cembro. Cette structure

se retrouve assez semblable dans la vallée de l'Ubaye, en amont de Barcelonnette. La zone se termine au Sud par la Haute-Vallée de la Tinée où reparait l'Épicéa ; cette vallée est probablement, de toutes les Alpes françaises, celle dont la végétation est la mieux connue, par les travaux de Guinochet sur l'étage alpin et de Lacoste sur l'étage subalpin. La zone interne peut être arrêtée au col de Salèses (aux limites de la vallée de la Vésubie) aux abords duquel se trouve encore une importante Cembraie.

4 — LE VERSANT PIÉMONTAIS

Ici les zones longitudinales sont télescopées dans une bande étroite de quelques dizaines de kilomètres ; la zone préalpine correspond à des collines où une Chênaie acidophile a été presque totalement remplacée par des peuplements de Châtaignier, surmontés d'une Hêtraie à Luzule. On passe presque sans transition à la zone interne dont les Mélézeins coiffent souvent la Hêtraie. Des remontées d'espèces subméditerranéennes dans les séries de végétation collinéennes s'observent dans le sud de ce versant, en particulier entre les vallées du Tanaro et de la Maira (Barbero, 1979).

G — Les Alpes maritimes et ligures

La chaîne principale prend ici une direction nettement est-ouest et constitue du côté sud une sorte d'immense espalier sur lequel les végétations méditerranéenne et supraméditerranéenne, protégées du nord, peuvent s'élever à des hauteurs exceptionnelles (600 m. et 1.200 m., respectivement) (fig. IV-13 et chap. VI, A).

1) La zone préalpine constitue un secteur original, que nous dénommons **préligure**, bien distinct du secteur haut-provençal car dans

tous les étages s'observent des différences importantes :

a) Dans le Collinéen, le rôle capital de l'Ostrya, inexistant ailleurs en France et qui devient ici pratiquement dominant, avec sa flore compagne comprenant un lot important d'espèces orientales (*Fraxinus ornus*, *Sesleria cylindrica*, etc.) ; ces pénétrations altèrent également la composition de la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent et nous ont conduit à distinguer une forme orientale de cette série (cf. chap. VI).

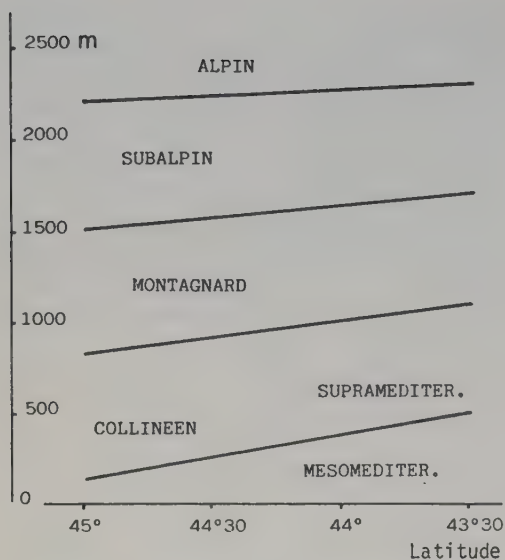


Fig. IV-13. Elévation altitudinale des étages de végétation du Nord au Sud des Alpes occidentales. Cette translation est surtout sensible pour les étages montagnard et supra-méditerranéen qui sont comprimés en Haute-Provence et dans les Alpes maritimes par une forte remontée du complexe méditerranéen.

b) Dans l'étage montagnard, l'absence presque complète du Hêtre dans tout l'ouest du secteur, et sa rareté dans l'est ; les Hêtraies-Sapinières sont presque totalement remplacées par la Série interne du Sapin (*Abietetum*).

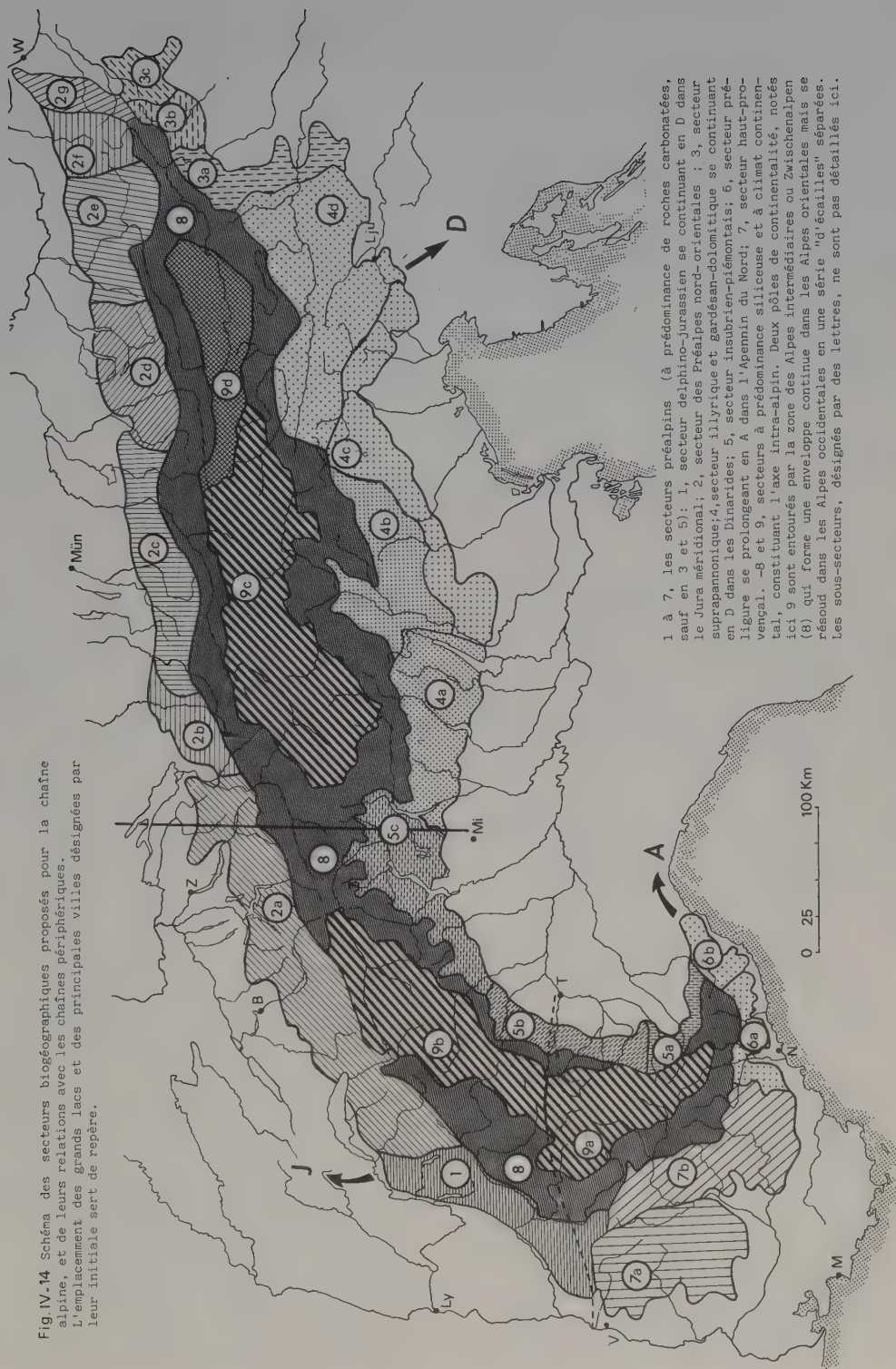
c) Dans l'étage subalpin le fait le plus remarquable est la présence, au moins dans la partie la plus orientale, du Pin mugo qu'accompagne ici également un cortège important d'espèces orientales : *Carex firma*, *C. mucronata*, *Erica herbacea*, *Asplenium fissum*.

De plus, la végétation des plaines qui entourent ce secteur préligure est assez différente de celle qui entoure le secteur haut-provençal. Le Méditerranéen, bien qu'il forme ici une gamme thermique plus étendue qu'en Provence (présence du thermoméditerranéen) est de composition plus pauvre : il y manque des espèces qui jouent un rôle important dans le méditerranéen provençal comme le Chêne kermès ; en outre cet étage s'effile progressivement vers l'est, où le secteur préligure atteint pratiquement la côte aux environs de Savone. Du côté nord ce secteur confine à la végétation de la plaine padane, qui est sensiblement différente de la végétation rhodanienne.

Les affinités du secteur préligure sont grandes avec le secteur gardésan-illyrique qui constitue l'angle sud-est des Alpes en Haute Italie et en Slovénie (Ozenda, 1966).

2) Du fait que la chaîne est ici relativement étroite et bien arrosée sur ses deux versants, la zone intra-alpine disparaît totalement à l'Est de la Haute Vésubie, et l'axe de la chaîne est occupé par une zone d'Alpes intermédiaires qui remplace le secteur préligure au nord d'une ligne jalonnée sensiblement par les localités Daluis (Vallée du Var), Lieuche (Cians), Bairols (Tinée), Lantosque (Vésubie), Moulinet (Bévéra), Breil (Roya) et Triora (Nervia). La chênaie pubescente, et dans l'est l'Ostryaie, remontent assez haut dans les vallées, perforant toute cette zone intermédiaire. Dans le Montagnard, la série mésophile du Pin sylvestre est largement dominante, les Hêtraies absentes et remplacées par la série interne du Sapin, celle-ci sous un faciès particulier (chap. VIII). L'Épicéa les accompagne jusqu'en Vésubie, mais manque en Roya. Dans le Subalpin, la présence des derniers Mélézeins jusque dans le Haut-Tanaro conduit à prolonger vers l'est cette zone intermédiaire jusque dans l'axe des Alpes ligures.

Fig. IV.14 Schéma des secteurs biogéographiques proposés pour la chaîne alpine, et de leurs relations avec les chaînes périphériques. L'emplacement des grands lacs et des principales villes désignées par leur initiale sert de repère.



1 à 7, les secteurs préalpins (à prédominance de roches carbonatées, sauf en 3 et 5); 1, secteur delphino-jurassien se continuant en D dans le Jura méridional; 2, secteur des Préalpes nord-orientales; 3, secteur suprapannonique; 4, secteur illyrique et gardésan-dolomitique se continuant en D dans les Dinarides; 5, secteur insubrien-piémontais; 6, secteur pré-alpin se prolongeant en A dans l'Apennin du Nord; 7, secteur haut-provençal. -8 et 9, secteurs à prédominance siliceuse et à climat continental, constituant l'axe intra-alpin. Deux pôles de continentalité, notés ici 9 sont entourés par la zone des Alpes intermédiaires ou Zwischenalpen (8) qui forme une enveloppe continue dans les Alpes orientales mais se résoud dans les Alpes occidentales en une série "d'écailles" séparées. Les sous-secteurs, désignés par des lettres, ne sont pas détaillés ici.

H — Les secteurs biogéographiques et leur structure biocénotique

En conclusion du chapitre I, nous avons déduit de l'étude du milieu naturel un premier zonage écologique provisoire de la chaîne alpine. Nous pouvons maintenant, en conclusion du chapitre IV, tenter une division écologique plus détaillée.

Elle est présentée à l'aide des deux documents synthétiques suivants :

1) Une carte des secteurs et des sous-secteurs de la chaîne (fig. IV-14), qui reprend en la précisant la figure I-31.

2) Une matrice (fig. IV-15) qui indique, pour chacun des secteurs, les séries de végétation représentées dans ce secteur et la place relative qu'elles y occupent.

	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
① Secteur delphino-jurassien			●						●				●		●	●				●		●					
② Secteur nord-préalpin								●	●	●			●	●	●	●				●		●		●		●	●
③ Secteur subpannonique						●				●				●	●					●							
④ Secteur gardésan-illyrique				●	●		●	●						●	●	●		●					●		●		●
⑤ Secteur insubrien-piémontais										●	●	●	●	●	●	●					●			●	●	●	●
⑥ Secteur préligure				●	●											●	●	●				●	●			●	●
⑦ Secteur haut-provençal	●												●	●	●		●					●	●				
⑧ Secteur intermédiaire		●										●		●	●	●				●			●	●	●	●	●
⑨ Secteur intraalpin		●														●	●	●	●	●				●	●	●	●

Fig. IV-15. Correspondance entre les unités à définition géographique délimitées sur la figure IV-14 et les unités à définition biologique constituées par les séries dynamiques. Les numéros des secteurs sont les mêmes que ceux des figures I-31 et IV-14. Les séries méditerranéennes, qui n'intéressent que les secteurs 6 et 7, n'ont pas été figurées dans le tableau.

De gauche à droite, Collinéen (7, *S. supraméditerranéenne occidentale*; 8, *S. interne du Chêne pubescent*; 9, *S. delphino-jurassienne*; 10, *S. supraméditerranéenne orientale*; 11, *S. de l'Ostrya*; 12, *S. des Chênaies subpannoniques*; 13, *S. de Carpinus orientalis*; 14, peuplements de *P. nigra*; 15, *S. des Chênaies à Charme*; 16, *S. de la Chênaie acidophile*; 17, *S. alluviale du Chêne rouvre*; 18, *S. de l'Aune blanc*). Montagnard (19, *Hêtraies mésophiles*; 20, *Hêtraies acidophiles*; 21, *Hêtraies-Sapinières*; 22 et 23, *S. internes du Sapin et de l'Epicéa*; 24 et 25, *S. mésophile et xérophile du Pin sylvestre*). Subalpin (26 et 27, *S. subalpines de l'Epicéa et du Sapin*; 28, *S. du Pin mugo*; 29, *S. préalpine du Pin à crochets*; 30, *S. altiméditerranéenne*; 31, *S. du Pin cembro et du Mélèze*). Alpin (32 sur calcaire, 33 sur silice). L'importance relative de chaque série à l'intérieur de son étage est représentée par la grosseur du point correspondant; pour simplifier et compte tenu du caractère nécessairement approximatif de cette évaluation, trois classes seulement ont été retenues: les gros points représentent des séries qui occupent plus de la moitié de la surface dans leur étage et dans le secteur considéré, les points moyens représentent les séries qui occupent de 10 à 50 % de la surface, les petits points correspondent aux séries qui n'occupent qu'une faible surface.

Le Collinéen des secteurs 8 et 9 est très réduit en raison de l'altitude moyenne assez élevée des fonds de vallée.

V

L'homme et la végétation dans les Alpes

Les recherches concernant les relations de l'homme et de la végétation sont particulièrement intéressantes dans la chaîne alpine pour les raisons suivantes :

a) Cette chaîne constitue un exemple unique dans les grands ensembles montagneux de la zone tempérée du fait d'une occupation humaine très ancienne, continue et relativement bien connue.

b) Pour des raisons sociales et économiques, on se trouve ici à un moment crucial de l'interaction entre les hommes et les écosystèmes ; l'impact humain s'intensifie brusquement et change complètement de caractère.

c) Dans ces conditions il est urgent d'envisager des mesures pour protéger la végétation alpine qui représente un héritage unique, et cette protection ne peut se faire qu'à la lumière d'études scientifiques précises.

d) Du fait de la situation géographique de la chaîne au cœur de l'Europe, cette protection se pose sur le plan international et nécessite une coordination des mesures qui doivent être prises dans les différents pays alpins.

Jusque vers le milieu du 19^e siècle, la chaîne a été surpeuplée et exploitée dans un système de type entièrement rural et très autarcique, provoquant une dégradation du tapis végétal : défrichement excessif des pentes, surpâturage, érosion sur de larges surfaces. Dans la seconde moitié du siècle dernier, l'exode rural, l'apparition d'une économie d'échange, l'application d'une législation forestière et la mise en œuvre de mesures de reboisement et de correction des torrents ont permis de restaurer partiellement

la conséquence de la surexploitation antérieure, et un certain équilibre a pu s'établir dans la première partie du 20^e siècle.

Mais aujourd'hui cet équilibre est doublement menacé : d'une part une nouvelle crise du peuplement humain, qui provient d'une disparité de plus en plus grande des conditions de vie entre plaine et montagne, détermine une reprise de l'abandon des terrains agricoles et indirectement l'arrêt des fonctions de maintenance jusqu'ici

remplies gratuitement par les agriculteurs de montagne ; cette régression, qui va parfois jusqu'à une quasi-disparition de l'activité agricole, peut déboucher localement vers un nouvel équilibre, mais conduit le plus souvent à une reprise de l'évolution régressive avec ses conséquences néfastes sur l'érosion torrentielle et le déclenchement des avalanches dans les pâturages abandonnés ou envahis par les arbustes. D'autre part et d'une manière encore plus grave s'exerce une pression extérieure. La forme la plus ancienne en est la pénétration de l'industrie dans les vallées des Alpes, mais elle est actuellement la moins préoccupante, l'équipement hydroélectrique ayant appris à ménager les paysages et l'industrie lourde tendant à ressortir des Alpes en raison des contraintes économiques du double transport des matières premières et des produits fabriqués, tandis que baisse le prix du transport de l'énergie électrique vers la plaine ; toutefois la pollution des eaux et de l'atmosphère reste un problème aigu. Le principal danger provient actuellement du tourisme de masse qui se chiffre par millions de visiteurs et qui se trouve aggravé par les moyens mécaniques (véhicules, remontées, construction de stations de type urbain,

trouées à travers les forêts, remodelage des pentes) et aussi par la multiplication des déchets, l'ignorance des lois de l'équilibre montagnard et de l'ambiance traditionnelle.

Dans cette situation complexe, qui oppose souvent les intérêts des autochtones et ceux de la pénétration urbaine, le tapis végétal est très souvent sacrifié et sa conservation nécessite des mesures urgentes que l'on peut classer ainsi : protéger les parties les plus intéressantes ou les plus sensibles à l'aide de réserves ; canaliser le flot humain en lui apprenant à la fois à connaître et à respecter le milieu alpin, c'est le rôle essentiel des grands parcs nationaux ; restaurer les parties qui ne sont pas irrémédiablement soumises à une exploitation irréversible en intensifiant les travaux de correction des pentes et de reboisement, à la lumière des progrès scientifiques et techniques récents ; enfin pratiquer une politique coordonnée, qui cherche à consolider les besoins de tous les groupes d'occupants en s'appuyant sur une bonne connaissance globale du milieu montagnard, mais qui doit avoir également le souci d'une bonne coordination à l'échelle internationale et d'une promotion prioritaire de l'effort éducatif.

A — Le peuplement humain des Alpes

Dans les Alpes comme partout en Europe, l'évolution passée et l'état actuel du milieu naturel sont sinon complètement déterminés, du moins très fortement influencés par les facteurs humains, par l'évolution du peuplement et par celle de la société. Il est donc nécessaire de donner ici un bref rappel de l'état et de l'historique de ce peuplement.

1 — DIVISIONS POLITIQUES ET ADMINISTRATIVES

Ces divisions sont données par la figure V-1. Bon nombre d'entre elles représentent des territoires qui ne sont alpins que par une

partie parfois faible de leur superficie, et il existe une grande inégalité d'une région à l'autre. Des cantons suisses comme le Valais, le Tessin, les Grisons, un département français comme les Hautes-Alpes, un Land autrichien comme le Tyrol, sont entièrement alpins à tous points de vue ; mais en revanche les Alpes bavaroises et piémontaises ne forment qu'une fraction minime, tant en superficie qu'en population, de la Bavière et du Piémont. Les statistiques sont donc souvent très difficiles à utiliser. Le tableau ci-après donne quelques chiffres (arrondis) relatifs à la surface des principales unités administratives.

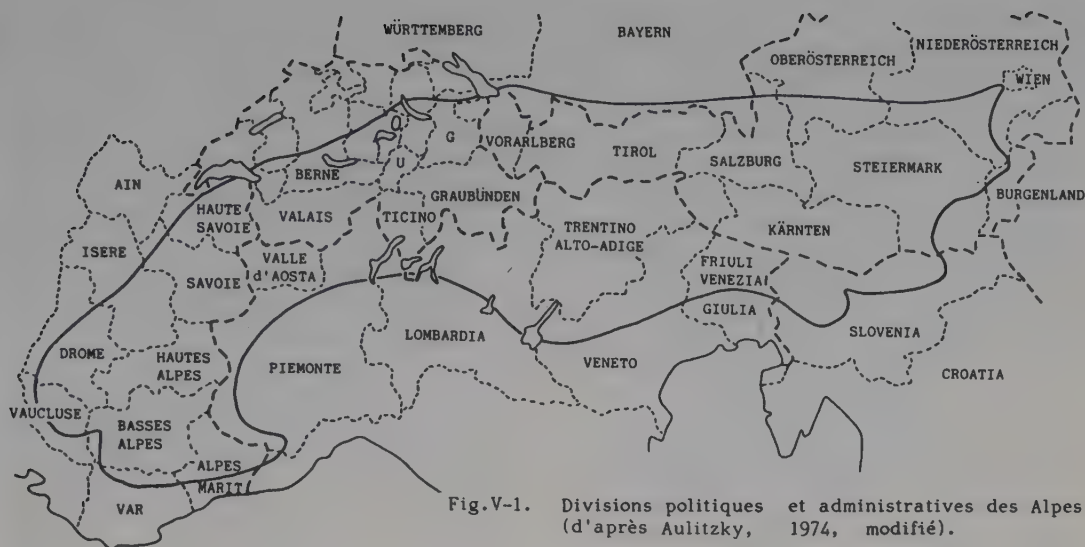


Fig.V-1. Divisions politiques et administratives des Alpes (d'après Aulitzky, 1974, modifié).

	Superficie de territoire alpin (km ²)	Proportion dans l'ensem- ble de la chaîne
France	35.000	18 %
Suisse	25.000	13 %
Italie	60.000	32 %
Allemagne	7.000	4 %
Autriche	55.000	30 %
Yougoslavie	7.000	4 %

2 — L'ÉVALUATION DE LA POPULATION

La complexité de l'occupation humaine, l'hétérogénéité du découpage administratif et l'indépendance des limites de celui-ci vis-à-vis de celles de la chaîne rendent l'évaluation précise de la population alpine impossible. La définition même de cette population est malaisée, car elle comporte au moins trois composantes dont l'impact sur le milieu n'est pas identique.

a) **La population autochtone**, c'est-à-dire celle qui demeure d'une manière permanente à l'intérieur de la chaîne. Longtemps presque entièrement rurale, elle comprend aujourd'hui trois sous-groupes :

a1 Les ruraux dont l'activité exclusive ou principale est agricole.

a2 Les résidents de communes rurales dont l'activité se situe dans les secteurs secondaire ou tertiaire (accueil touristique et hôtelier en particulier).

a3 La population des petites villes de montagne et celle des agglomérations de vallées.

Cette population autochtone est la seule qu'il soit possible de tenter d'évaluer, et ce n'est pas facile. Aulitzky (1976) la chiffre à 6,8 millions, mais les sources ne sont pas homogènes : sous-estimées, par une définition inexacte des contours de la chaîne, dans les Alpes françaises et suisses, surévaluées au contraire par incorporation de villes moyennes dans les Alpes autrichiennes et italiennes. Il est intéressant d'essayer d'obtenir une évaluation séparée de l'ensemble a1 + a2 ci-dessus, c'est-à-dire des vrais ruraux, en se basant indirectement sur les densités moyennes de population au km². Les Länder du Tyrol, de Salzbourg et de Carinthie ont des densités de l'ordre de 45 à 60 habitants par km², mais si l'on exclut pour chacun la population de la ville-capitale, cette densité se situe entre 20 et 35, et il en est de même pour les cantons suisses des Grisons et du Valais. Dans les Alpes françaises, la législation récente sur la montagne a conduit à définir une "zone montagne",

commune par commune, sur des critères précis, et permet de mieux cerner l'évaluation de la population rurale dont la densité est de 30 dans les Alpes du Nord, mais s'abaisse à 11 dans la vaste région des Alpes sud-occidentales. Inversement, cette densité dépasse 50 dans certains cantons, de faible étendue il est vrai, des Préalpes suisses. Au total, en adoptant la valeur moyenne de 30, on obtient une estimation de 6 millions comme valeur probable pour la population dite habituellement rurale, c'est-à-dire en excluant les villes de plus de 5.000 habitants.

A cette population rurale il faudrait ajouter, pour obtenir la population autochtone totale, que l'on peut appeler "alpine", les petites villes franchement montagnardes comme Briançon, et le total serait alors de l'ordre de 8 millions. Mais le problème est plus compliqué : Chambéry, Salzbourg, Trente sont-elles des villes alpines ou marginales, et doit-on compter les deux grandes agglomérations d'Innsbruck et Grenoble qui représentent 600.000 habitants au total ?

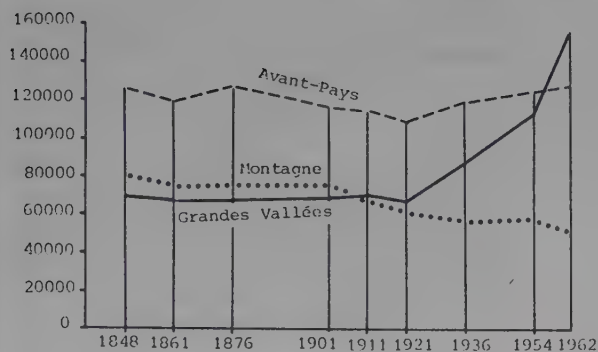
b) La population immédiatement périphérique, celle qui réside tout à fait à proximité des limites de la chaîne et dans les divisions administratives partiellement alpines : ainsi, huit agglomérations approchant ou dépassant le million d'habitants sont situées dans l'avant-pays alpin à moins de 100 km des limites de la chaîne (Vienne, Munich, Zürich, Lyon, Marseille, Turin, Gênes, Milan) et les 200.000 ruraux des Alpes françaises du Sud ont en face d'eux plus de deux millions d'urbains de la côte provençale et de la basse vallée du Rhône. Toute cette masse urbaine fournit un contingent important de ravageurs du tapis végétal constitué par les "touristes du dimanche", ainsi qu'un flot de "résidents secondaires". Leur impact est bien difficile à apprécier.

c) La population saisonnière, souvent venue de loin. Ici les données numériques sont encore plus floues. D'après Aulitzky (1976), la population des Alpes bavaroises comprend 350.000 montagnards autochtones chez lesquels, en 1970, les nuitées de touristes se sont élevées à 21 millions, ce qui, supposé

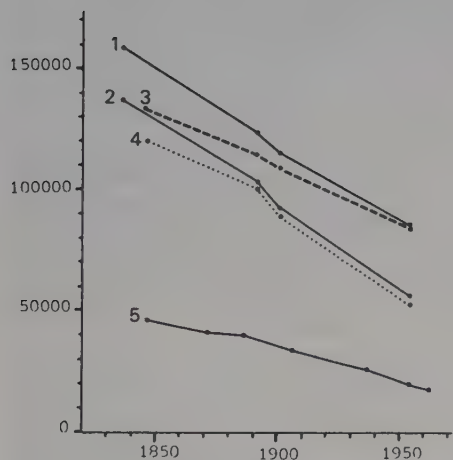
réparti d'une manière égale sur toute l'année, équivaldrait environ à 60.000 personnes permanentes, c'est-à-dire un sixième des résidents ruraux. La proportion serait sensiblement la même au Tyrol. Nous verrons plus loin les chiffres parfois énormes de fréquentation des parcs nationaux.

3 — VARIATIONS DE LA POPULATION RURALE AVEC LE TEMPS

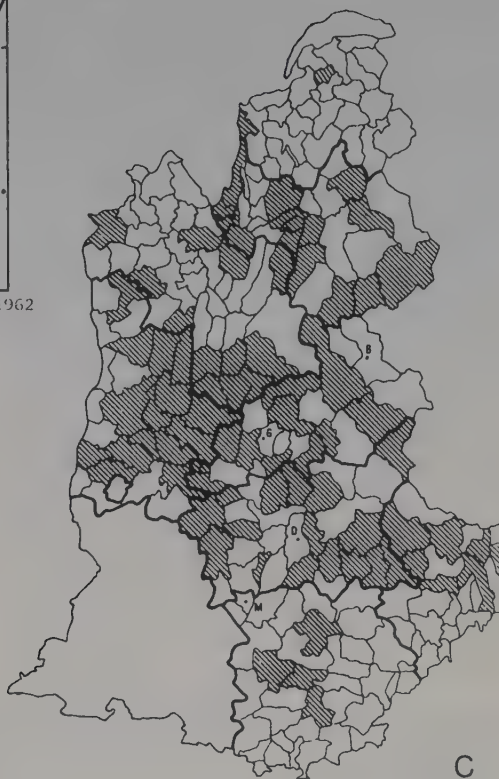
Il est très important de connaître ces variations pendant les décennies récentes pour comprendre l'impact des activités agricoles sur la végétation de la chaîne. La population rurale (élément a1, ci-dessus) est passée par un maximum vers 1830-1850. Depuis lors, sa diminution lente mais constante a été masquée par le fait qu'elle est généralement décomptée avec les éléments a2 et a3 pour former avec eux l'ensemble autochtone, de sorte que même dans les circonscriptions situées en totalité dans le périmètre alpin la population est apparemment en augmentation (pour la période 1930-1970 : Tyrol, Vorarlberg et Salzbourg + 17 % en moyenne ; Grisons + 26 % ; Valais + 50 % ; Tessin + 60 %). Seule une analyse fine permet de séparer l'élément rural proprement dit, et parmi lui la population agricole ; mais cette analyse n'est possible que là où, comme actuellement dans les Alpes françaises, il existe une définition de la montagne à l'échelle des limites des communes et des statistiques sur ces bases. Pour le département de la Haute-Savoie, Guichonnet (1963) a montré que la population de l'avant-pays était stable, que celle de la montagne continuait à décroître régulièrement et que toute l'augmentation, sensible depuis 50 ans, de la population de ce département avait porté sur les grandes vallées et les cluses (fig. V-2, A). Dans les Alpes françaises du sud, cette décroissance paraît s'être récemment inversée (- 3 % de 1954 à 1962, + 5 % pour 1962-1968, + 4 % pour 1968-1975), mais ici encore il s'agit essentiellement de la croissance d'une population de profession tertiaire liée à l'activité touristique, et les ruraux continuent à décliner (fig. V-2, B et C).



A



B



C

Fig.V-2. Evolution de la population dans les Alpes françaises depuis un siècle.

A, Evolution de la population du département de la Haute-Savoie (France): stabilité dans l'avant-pays alpin, déclin lent mais continu de la montagne depuis 1900, augmentation rapide des vallées et des cluses (d'après Guichonnet, 1983).

B, Evolution de la population totale (1) et rurale (2) dans le département des Hautes-Alpes, totale (3) et rurale (4) dans le département des Alpes de Haute-Provence, et rurale (5) dans le Briançonnais (d'après des chiffres de Bourcet, 1982). C, en gris, les cantons des Alpes françaises dont la population a continué à décroître entre 1975 et 1978 (d'après Veyret, 1979).

La régression de l'activité agricole est générale dans tout l'arc alpin, même dans les parties réputées prospères. Au cours des années 1950-1970, le nombre des exploitations a diminué de 25 % dans les Alpes bavaoises (disparition de 150 à 200 exploitations par an), de 20 % dans les Alpes italiennes, de 15 % dans les Alpes internes autrichiennes (Feurstein, 1971) et cette

diminution dépasserait 30 % dans une partie des Alpes françaises. Seules les Alpes suisses résisteraient relativement bien, peut-être par suite d'une meilleure intégration entre les activités de montagne et celles de l'avant-pays. Les différences climatiques jouent certainement aussi un grand rôle, les Alpes françaises du Sud peu arrosées étant très nettement défavorisées.

B — L'exploitation rurale traditionnelle

L'occupation humaine de la chaîne alpine est très ancienne : ainsi des foyers néolithiques, avec des restes d'industries assez élaborées, et

des gravures rupestres, ont été découverts dans de nombreuses vallées. L'agriculture semble avoir été aussi avancée qu'en plaine

(Franz) durant l'Antiquité et le Moyen-Age, périodes sur lesquelles nous avons, à vrai dire, très peu de renseignements historiques concernant les populations de la chafne. Le maximum d'occupation du milieu du 19^e siècle a probablement représenté, par la surexploitation et la dégradation qu'il entraînait, une crise écologique au moins aussi grave que celle que l'on peut redouter actuellement ; grâce à la photographie, qui venait tout juste d'être inventée, il nous reste des témoignages objectifs de ce que pouvait être l'état de dévastation de massifs comme celui du Ventoux en Haute-Provence vers 1860.

On peut s'étonner que la montagne ait connu une telle densité d'occupation, en un temps où elle avait la réputation d'un pôle de répulsion et où il y avait encore bien de la place pour s'installer dans les plaines. Mais l'agriculture de montagne jouissait d'avantages importants : la relative sécurité de régions retirées et plus faciles à défendre, l'abondance de l'eau donnant de plus grandes

ressources dans une économie où les matières premières étaient surtout agricoles, les différences d'altitude permettant une vie rurale qui tirait mieux parti du rythme des saisons.

En revanche, l'agriculture de haute montagne a toujours connu de lourdes contraintes, qui vont jouer de plus en plus à son détriment à partir du moment où elle se trouvera en concurrence avec d'autres activités :

- l'isolement géographique et le coût des transports ;
- le fort pourcentage de terres exclues, par l'altitude ou le relief, du terroir exploitable ;
- les risques naturels : éboulements, avalanches, érosion torrentielle ;
- les pentes, constituant un obstacle à la mécanisation (celle-ci pratiquement impossible pour une pente supérieure à 20 ou 30 %) et entraînant la jeunesse ou l'absence de sols, qui s'érodent constamment et se reconstituent mal en raison du froid et du glissement des éléments fins.



Fig.V-3. Protection des sols contre l'érosion par la pratique des cultures en terrasses. La vue est prise dans les Alpes maritimes, dans le vallon du Rio Freddo près de Tende. Le fond du vallon est à l'altitude de 800 m environ, donc ici dans l'étage supraméditerranéen. Le versant de gauche, très escarpé, est occupé en majeure partie par des forêts; le versant de droite, plus doux et d'exposition générale sud-est, est occupé sur une épaisseur de plusieurs centaines de mètres par des "banquettes" qui remontent presque jusqu'au sommet de l'étage montagnard (cl. P. Ozenda).

Les conditions d'exploitation rurale deviennent très rapidement difficiles lorsque la pente augmente :

- jusqu'à 10 %, aucune contrainte particulière ;
- de 10 % à 20 %, l'agriculture mécanisée est encore possible mais demande souvent la constitution de terrasses (fig. V-3) ;
- de 20 % à 50 %, l'agriculture classique n'est pas viable et les cultures sont limitées aux interventions exigeant peu de mécanisation et à l'élevage ; l'exploitation forestière peut encore se faire par route ;
- de 50 % à 100 %, l'exploitation forestière demande une infra-structure particulière telle que la desserte par câbles ;
- au-dessus de 100 %, c'est-à-dire d'une pente de 45°, toute exploitation devient pratiquement impossible et les boisements ne sont alors que des forêts de protection.

A ces handicaps se sont ajoutées des disparités socio-économiques entre la plaine et la montagne, qui ont déterminé un exode rural important dès la seconde moitié du 19^e siècle, exode qui s'est précipité ensuite sous l'effet de l'industrialisation des régions périphériques et des conséquences démographiques des dernières guerres.

Aujourd'hui l'agriculture de montagne survit difficilement et ne peut le faire que par une aide économique et par une "polyactivité" des ruraux restants.

1 — LA SYLVICULTURE ALPINE

C'est le seul secteur de l'exploitation rurale qui, malgré de réelles difficultés, ne soit pas en régression. Cette situation relativement privilégiée est due à la richesse du peuplement forestier alpin, tant dans l'étendue des surfaces que dans la composition et l'état des forêts.

Le taux de boisement est beaucoup plus élevé qu'en plaine. Dans les Alpes françaises les forêts couvrent 1.100.000 hectares environ pour une surface alpine de trois millions et demi d'hectares, soit un taux de boisement de 30 %, sensiblement égal à celui d'autres régions comme la Haute-Bavière (200.000 ha de forêts pour 680.000 ha de territoire alpin).

D'une manière générale et dans toute la chaîne, ce taux est sensiblement plus élevé

dans les massifs périphériques que dans les Alpes internes : il dépasse 50 % dans la Chartreuse et le Vercors, mais s'abaisse à 16 % dans les vallées de la Maurienne et de la Tarentaise. Il s'y ajoute des différences qualitatives dans les proportions feuillus-résineux (fig. V-4).

Dans les Alpes occidentales, il paraît augmenter du Nord au Sud : 25 % en Haute-Savoie, 21 % en Savoie, 27 % en Isère, 22 % dans les Hautes-Alpes, 33 % dans la Drôme, 36 % dans les Alpes de Haute-Provence, 37 % dans les Alpes-Maritimes ; mais en fait la qualité des peuplements décroît beaucoup vers le Sud. La différence est grande entre les trois départements du Nord, qui fournissent à eux seuls 20 % de la production française de Sapin et d'Épicéa, et la Haute-Provence dont une grande partie des forêts n'est pas exploitée.

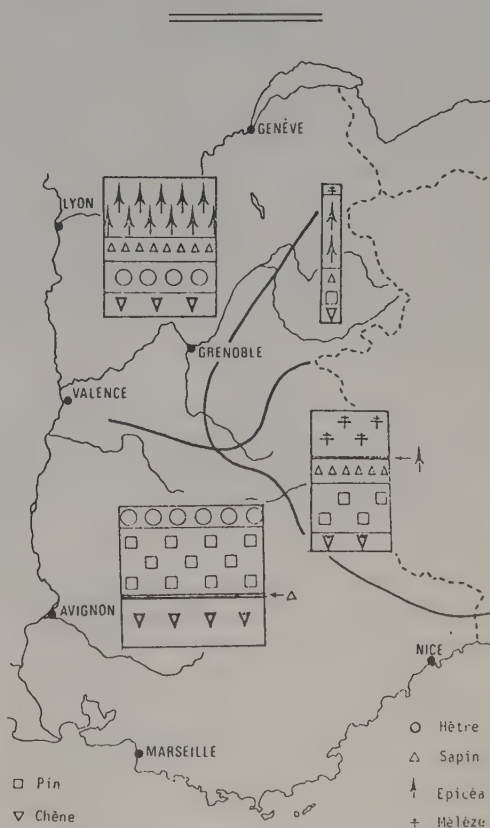


Fig.V-4. Proportion des essences forestières dans quatre secteurs des Alpes françaises, correspondant respectivement aux Préalpes du Nord et du Sud et aux Alpes internes du Nord et du Sud. L'aire des différents rectangles est proportionnelle à la surface occupée par l'espèce correspondante dans le secteur considéré (d'après Leroy, modifié).

En ce qui concerne le régime foncier, les forêts des Alpes françaises appartiennent pour 15 % environ à l'État ; 35 % sont des forêts communales mais administrées par le Service Forestier National (pour beaucoup de communes de montagne elles constituent, et de très loin, l'essentiel de leurs ressources) ; 50 % environ sont des forêts privées, surtout dans le Sud.

La productivité forestière en montagne est extrêmement variable et les données qui s'y rapportent sont peu nombreuses. Les valeurs les plus élevées concernent naturellement les grandes futaies de résineux : dans les Préalpes de Haute-Savoie, la productivité atteint 5 m³ de bois d'œuvre par hectare et par an, avec un maximum dans la tranche d'altitude 900-1.500 m. Dans les Alpes internes, elle est sensiblement plus faible : d'après Bartoli, elle atteint encore 4,8 m³/ha/an dans les sapinières de l'*Abietetum*, mais tombe à 2,3 et même 1,4 dans les peuplements de Pin sylvestre, et dans l'étage subalpin à 1,8 dans les Cembraies. Quant au Méléze, sa productivité serait à peine de 40 % de la moyenne de celle des autres espèces forestières : ainsi, dans le bassin supérieur de la Durance, il occupe plus de la moitié de la surface forestière mais ne fournit que moins du tiers de la production ligneuse commerciale (Bourcet).

Une grande partie des forêts alpines ne sont pas, il est vrai, destinées à une exploitation intensive mais représentent des forêts de protection. Leur rôle est important et multiple :

- protection des sols contre l'érosion, les glissements de terrain, les chutes de pierres, maintien des berges de torrents ;
- rétention de l'eau, régulation du drainage, épuration ;
- rétention de la neige, assurant à la fois une protection contre les avalanches et une provision d'eau pour la végétation en aval ;
- réserve de faune et de flore.

A ces incidences sur le milieu naturel s'ajoutent pour l'homme des avantages évidents : protection des bâtiments et des voies de circulation, élément stabilisateur et diver-

sificateur du paysage. Enfin une partie non négligeable des forêts de protection sont tout de même exploitées.

Il est difficile de donner des chiffres précis indiquant la part relative des forêts d'exploitation et de protection, car une partie d'entre elles ont un rôle mixte et d'autre part les statistiques incorporent souvent des "périmètres de reboisement" qui sont des terrains déjà acquis par l'Administration mais non encore replantés. On peut évaluer la part des forêts de protection à la moitié environ du boisement total dans les régions franchement montagneuses (65 % en Bavière, 50 % au Tyrol, 45 % au Vorarlberg et dans les Grisons) ; mais les forêts exploitées reprennent le dessus lorsque les conditions du milieu sont moins rudes, les forêts de protection ne représentant plus alors que 35 % en Salzbourg, 21 % en Styrie (et 13 % seulement, en dehors des Alpes, dans les massifs de l'Allemagne moyenne ou Mittelgebirge).

La sylviculture en montagne nécessite une adaptation des techniques, notamment en ce qui concerne le difficile problème du reboisement à la limite supérieure des forêts. Un ouvrage de H. Mayer (1976) traite spécialement de ces questions dont l'exposé, même résumé, sortirait du cadre de ce volume. Les techniques de "réenherbement" (restauration accélérée du tapis herbacé) ont fait elles aussi des progrès rapides depuis une vingtaine d'années.

2 — LE PASTORALISME

Il ne s'agira pas ici, bien évidemment, des troupeaux, mais seulement des pâturages. La catégorie dite dans les statistiques agricoles "surfaces toujours en herbe", constitue environ les trois quarts du territoire agricole exploitable dans les Alpes ; elle est formée surtout de prairies naturelles, notamment toutes celles de l'étage subalpin, les prairies artificielles n'intervenant que pour le cinquième environ. La proportion de ces

pâturages par rapport à l'espace agaire exploitable est fonction directe de l'humidité des massifs, et dans les Alpes occidentales elle diminue de ce fait du Nord au Sud : Alpes françaises, 88 % dans le Nord, 55 % dans le Sud ; hautes vallées piémontaises, 85 % au Nord de la Doire Ripaire, 75 % au Sud, 65 % dans l'extrême Sud.

Mentionnons la pratique, notamment dans les Alpes sud-occidentales, du pâturage en forêt qui se pratique surtout sous les Mélèzes dont le couvert léger laisse la possibilité d'un tapis herbacé productif. Dans le Briançonnais la presque totalité des forêts de Mélèze, qui forment ici près de 30.000 ha, est pâturée, avec une charge moyenne de 50 bovins ou de 200 ovins pour 100 hectares (Bourcet).

La valeur pastorale des différents types d'herbages est extrêmement variable. Ainsi, parmi les associations prairiales subalpines, la valeur relative par rapport au *Festucetum violaceae* pris comme référence serait la suivante : *Seslerieto - Semperviretum* 28 % ; *Caricetum curvulae* 4 % ; *Firmetum* 1 % seulement (valeurs arrondies ; d'après Trepp, in Ellenberg 1978). Ces études de productivité sont particulièrement intéressantes ; il faudrait pouvoir passer des mesures effectuées dans des conditions expérimentales contrôlées à l'extrapolation aux pâturages naturels. Il semble que l'association au sens phytosociologique soit un cadre encore trop large à l'intérieur duquel il faut distinguer des faciès de productivité très différents (Jacquier et Jouglet).

L'évaluation de la part relative des surfaces occupée par les principales associations pourra être obtenue à l'aide de cartes de végétation à grande échelle, qui commenceront à être réalisées, et permettra de donner une expression quantitative, économiquement valable, des mesures précédentes.

Les études intégrées sur le fonctionnement des écosystèmes prairiaux alpins sont à peine ébauchées ; l'une d'elles a été commencée récemment sur l'association à *Carex firma*

(Galland, 1983). Des recherches sont effectuées en Briançonnais et dans la Vanoise (Delpech) et ailleurs, pour étudier les effets de la fumure et d'autres façons culturales sur l'amélioration qualitative du rendement de ces herbages : par exemple la teneur en azote, ses améliorations possibles et l'adaptation de certaines espèces à de faibles teneurs (Rehder, 1971).

Un phénomène préoccupant est l'invasion des pâturages sous-utilisés par les broussailles, notamment par les Rhododendrons et les Aunes verts, qui résistent aux traitements chimiques habituels et dont l'élimination mécanique est trop onéreuse.

3 — LES CULTURES

Elles représentent dans l'exploitation rurale une part très réduite, vis-à-vis des forêts et des alpages. Des indications intéressantes sont données, en ce qui concerne les Alpes orientales, dans l'ouvrage de Scharfetter (1938), en particulier sur les diverses céréales et sur la répartition géographique des cultures prédominantes dans cette moitié de la chaîne. Le territoire cultivé était beaucoup plus important il y a un siècle et des traces de parcelles cultivées sont encore reconnaissables à des altitudes quelquefois surprenantes : la céréaliculture avait été poussée jusqu'à plus de 1.800 m. dans les Hautes-Alpes françaises et dans les vallées internes suisses, mais en Haute-Durance par exemple, la surface occupée par les cultures est tombée en un siècle de 25 % à 1 %, au profit des reboisements surtout.

Dans les niveaux inférieurs, des cultures en principe thermophiles ont elles-mêmes été poussées assez haut à la faveur de climats locaux : la vigne occupe encore aujourd'hui des espaces importants en Suisse et en Italie et a été cultivée jusqu'à 1.200 m. en Briançonnais ; l'Olivier monte régulièrement jusqu'à 600 m. dans les Alpes maritimes (cf. fig. VI-4).

C — L'homme contre la nature alpine

La destruction progressive de la flore et de la végétation des Alpes procède de causes directes, dues au ramassage des plantes ou à l'exploitation excessive des forêts et des pâturages, et de causes indirectes résultant de l'altération des milieux naturels par la pression humaine et notamment par son accroissement récent. Les premières semblent tendre vers une sensible diminution, mais les secondes augmentent d'une manière inquiétante. Nous pouvons regrouper l'ensemble des causes de destruction sous quatre grandes rubriques.

1 — LA DESTRUCTION DIRECTE : LE RAMASSAGE DES PLANTES ALPINES

Cette collecte est ordinairement présentée comme due surtout aux promeneurs et aux touristes qui ramassent inconsidérément des plantes, dont certaines sont rares, pour les jeter peu après : Gentianes, Rhododendrons, Trolles et Narcisses sont particulièrement saccagés. C'est contre cette forme de vandalisme inconscient que cherchent à lutter les affiches qui sont maintenant apposées un peu



Fig.V-5. Un exemple d'érosion extrême d'un sol. La vue est prise dans les Alpes du Sud, dans la vallée inférieure du Bès, près de Tanaron, au nord de Digne: le ravinement a mis à nu des marnes toarciennes en constituant un faciès dit "roubine"; le terrain est réoccupé localement par une lande très lâche à Buis et Genêt cendré, instable mais qui, au prix de quelques travaux de correction, pourrait prélever à la reconstitution du climax à Chêne pubescent et Pin sylvestre. Ailleurs dans la région, ces mêmes roubines se forment dans d'autres marnes d'âge callovo-oxfordien et de teinte noire, donnant alors une formation géomorphologique très curieuse dite "en dos d'éléphants" (cl. P. Ozenda).

partout dans les Alpes. Mais si importante que soit la masse de végétaux ainsi détruite, son effet est atténué parce que la récolte n'est pas en général sélective, et certaines espèces particulièrement attrayantes ne sont pas des plus rares.

Par contre un pillage sélectif, et donc beaucoup plus dangereux pour les plantes les plus intéressantes, est effectué par quatre sortes de collecteurs recherchant :

- des plantes ornementales destinées au commerce horticole et notamment aux jardins de rocailles ; il faut y joindre le ramassage systématique de l'Edelweiss vendu au bord des routes ;

- des plantes médicinales, notamment les "grandes Gentianes" (*Gentiana lutea*, *G. pannonica*), l'Arnica, les Aconits, mais aussi les divers Genépis (*Artemisia spicata*, *A. glacialis*, etc.) ou la Vulnéraire de Chartreuse dont la récolte dans des stations exposées est en outre à l'origine d'accidents fréquents.

- des produits alimentaires : fraises, framboises, myrtilles, champignons, dont la récolte commence d'ailleurs à être réglementée sur le territoire de beaucoup de communes de montagne ;

- des échantillons botaniques, "centuriés" par des collecteurs peu scrupuleux à des fins soi-disant scientifiques mais en fait presque exclusivement commerciales. C'est la forme de pillage la plus redoutable en raison de son caractère spécialisé qui atteint tout particulièrement les plantes endémiques ou les espèces qui se trouvent en limite d'aire et sont de ce fait plus menacées de disparition. Cette pratique, courante il y a encore un demi-siècle et encouragée par des sociétés d'échanges de plantes d'herbier, est actuellement heureusement démodée.

Un certain nombre d'espèces sont actuellement en danger de disparition totale : la Société Botanique Italienne en a publié (1971) une liste de 42 pour l'Italie, dont 11 pour les Alpes. Il faut insister sur le fait que, plus encore que le prélèvement direct de matériel végétal, c'est le parcours et le piétinement des stations qui est à l'origine des principaux dégâts.

2 — LES EFFETS DE L'EXPLOITATION RURALE

L'agriculture et la sylviculture de montagne exercent fatalement une pression considérable sur les écosystèmes alpins et ont entraîné des modifications profondes, quantitatives et qualitatives. Les milieux alpins sont toutefois moins transformés que la plaine, en raison de la densité d'occupation humaine plus faible. Sans avoir atteint partout l'état de dévastation qu'ont connu, à la suite de déboisement presque total et de surpâturage par les ovins, une partie des Alpes sud-occidentales (fig. V-5), le tapis végétal et notamment forestier a été très appauvri. Dans l'Allgäu, on estime que le taux de boisement est tombé, d'une valeur initiale de 90 %, à 20 % ou 25 % seulement, tandis que dans les Alpes de Berchtesgaden, le tapis végétal a mieux résisté et le boisement est toujours resté supérieur à 40 %. Dans les Alpes autrichiennes, la régression est générale, et corrélativement l'érosion est la torrencialité augmentent rapidement (fig. V-6).

On peut schématiser ainsi les effets de l'action humaine sur les écosystèmes alpins (fig. V-7) :

- A l'origine les versants des vallées devaient être occupés sur la plus grande partie de leur surface par des associations forestières étagées suivant le principe classiquement connu : Chênaie et feuillus thermophiles à la base, Hêtraie-Sapinière dans l'étage de moyenne montagne, Épicéa et Conifères d'importance secondaire dans l'étage subalpin ; ceci du moins dans les massifs périphériques, l'étagement des Alpes internes étant, on le sait, un peu différent.

- Dans un premier temps, l'action humaine a eu pour effet une érosion du manteau forestier, dans sa partie inférieure par suite du défrichement dû à la mise en culture, et à sa limite supérieure en raison des effets du pacage ; les parties moyennes de l'ensemble forestier étaient moins menacées, hormis les pratiques du pâturage en forêt et de l'enlèvement de l'humus et des mousses utilisés comme engrais ou comme litière. Des pratiques archaïques telle que la culture sur brûlis

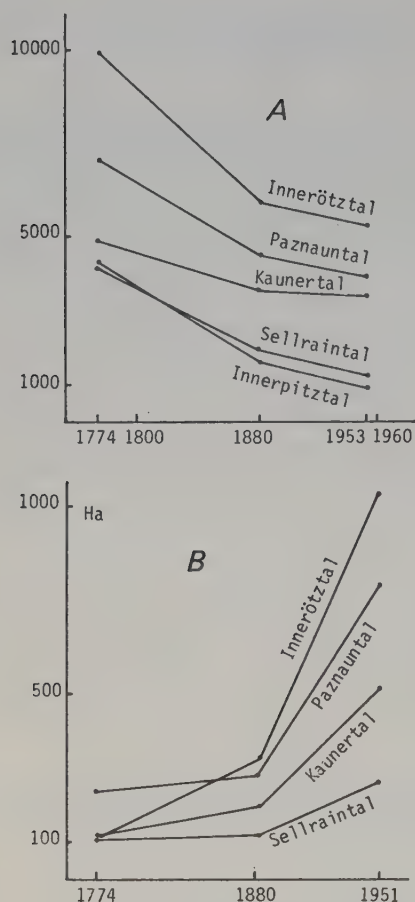


Fig.V-6. Régression des surfaces forestières (A) et augmentation concomitante des superficies affectées par les avalanches et l'érosion torrentielle (B) dans diverses vallées du Tyrol (d'après Fromme, 1957, in Aulitzky, 1974). Surfaces en hectares (Ha).

existaient encore dans les Steiner Alpen orientales il y a une quarantaine d'années.

— Dans un deuxième temps, la réglementation progressive du pâturage en forêt, l'introduction des engrais et des prairies artificielles à meilleur rendement, ont atténué les atteintes au patrimoine forestier ; mais celui-ci a été néanmoins profondément modifié, par l'introduction de la sylviculture, dans le sens d'une simplification : les essences secondaires ont été partiellement éliminées, et dans les essences principales l'équilibre a été déplacé dans le sens d'un enrésinement

aussi poussé que possible ; cette action a été d'ailleurs sensiblement la même dans les forêts de plaine. Or, on sait que les écosystèmes simplifiés sont beaucoup plus fragiles que les autres : le feu, les parasites se propagent plus facilement dans une forêt de résineux monospécifique. Ce qui repousse après l'incendie (près de 20.000 ha brûlés par an dans les Alpes italiennes) est souvent de valeur très inférieure au peuplement forestier primitif : ainsi dans le Val Venosta, l'incendie de la forêt montagnarde d'Épicéa primitive conduit à une formation secondaire à Bouleau verruqueux de valeur médiocre. Inversement, il faut porter au crédit de la sylviculture un intense effort de reboisement, particulièrement dans les massifs méridionaux, et la reconstitution de nombreux ensembles forestiers très dégradés : on peut même assurer que le bilan général est nettement positif et que le manteau forestier alpin a, dans certaines régions comme les Alpes de Haute-Provence, fortement progressé, à la fois en étendue et en qualité, de 1850 jusqu'à une époque récente (voir ci-après, D3).

— Dans un troisième temps, l'altération de la forêt reprend ; ce n'est plus cette fois un simple grignotage dû à la pression rurale, mais une attaque massive, renforcée par l'action des engins mécaniques : ces effets vont être analysés ci-après dans "la pression touristique". Localement cependant la forêt paraît s'étendre, notamment en réoccupant sur sa lisière supérieure une partie de ce que le pacage lui avait enlevé : malheureusement il en résulte le plus souvent l'installation de biocénoses de valeur médiocre, commençant par un embroussaillage par l'Aune vert et évoluant vers un peuplement d'Épicéa clairsemé ou chétif qui n'est qu'un écho très affaibli de la forêt subalpine originelle. Les pâturages abandonnés subissent eux-mêmes une évolution naturelle qui est souvent défavorable : la surexploitation antérieure a eu pour effet de créer des zones d'érosion ou d'entraîner une rudéralisation due à l'invasion par de mauvaises herbes ou des buissons. Cette dynamique de l'évolution des pâturages abandonnés fait actuellement l'objet d'études poussées au Tyrol et dans les Alpes de l'Isère et de la Savoie.



Fig.V-7. Dégradation anthropique de la couverture forestière.

I - A gauche, état initial théorique de cette couverture: A, étage collinéen de feuillus; B, Montagnard inférieur surtout du Hêtre, C, Montagnard supérieur à Hêtre, Sapin et Epicéa; D, Subalpin inférieur à Epicéa; E, Subalpin moyen à Mélèze; F, Subalpin supérieur formé de landes et d'arbres rabougrés.

II - Au centre, effet de l'exploitation rurale traditionnelle: 1, abaissement de la limite supérieure des forêts et des landes par le pâturage; 2 et 3, exploitation forestière ménagée dans le Subalpin et le Montagnard respectivement; 4, exploitation forestière intense dans le Montagnard; 5, destruction des forêts collinéennes remplacées par des cultures, des habitations et des forêts enrésinées.

III - A droite, impact des aménagements récents: 6, extension de la déforestation au niveau submontagnard; 7, pénétration du massif forestier par une route, à partir de laquelle la forêt est elle-même dégradée par des implantations de bâtiments (8) et par la divagation de véhicules (9); 10, déboisement de l'étage subalpin par les pistes de ski; 11, dégradation des pâturages sous-exploités par l'invasion secondaire des landes.

3 — LA PÉNÉTRATION INDUSTRIELLE

Les implantations industrielles ont commencé leur pénétration dans les vallées alpines vers la fin du siècle dernier, par l'installation des premiers barrages hydro-électriques et celle des usines électro-chimiques. On peut considérer que jusque-là les activités non-agricoles n'avaient dans les Alpes qu'un caractère purement artisanal et par conséquent un impact réduit sur le milieu, à l'exclusion toutefois des déboisements importants dans les secteurs qui comportaient une exploitation de minerai (Alpes de Styrie par exemple).

L'effet des barrages et des lacs artificiels a été tout d'abord de faire disparaître des stations biologiques intéressantes dans les fonds de vallées maintenant noyées; citons par exemple en Savoie, le lac du Chevril dans la haute vallée de l'Isère et le plateau du Mont-Cenis. Plus délicate est l'évaluation des effets indirects: si les modifications climatiques dues à la présence de nouvelles nappes d'eau semblent être beaucoup plus limitées qu'on ne pouvait le penser, en revanche les changements introduits dans la circulation superficielle ou souterraine des eaux, le détournement de certaines rivières déversées dans des vallées voisines par des galeries, l'exhaussement des nappes phréatiques en

amont des lacs artificiels, auront certainement à long terme des incidences sur les biocénoses.

Déjà on signale un peu partout la destruction de tourbières soit par assèchement soit par submersion, et ainsi disparaissent des espèces particulièrement intéressantes qui étaient souvent des reliques de flore ancienne, comme le Bouleau nain récemment disparu de Slovénie. La protection de ces milieux très spéciaux devrait s'étendre non seulement aux plantes vasculaires mais également aux Algues et aux Bryophytes qui en sont très caractéristiques. La cessation de l'exploitation de la tourbe comme combustible avait donné depuis quelques décennies un répit à ces biotopes ; mais depuis peu l'exploitation reprend, la tourbe étant utilisée pour l'horticulture. Il faut noter d'ailleurs que les besoins horticoles aboutissent aussi à une reprise du pillage de l'humus en forêt.

D'autre part les différents types de pollution progressent actuellement très rapidement. L'un est déjà ancien : il s'agit des fumées industrielles provenant notamment des usines d'électro-chimie. Le cas de la vallée de la Maurienne, en Savoie, est bien connu : les fumées fluorées provenant d'usines d'aluminium ont un effet désastreux sur la végétation et notamment sur les forêts, le volume des bois fluorés et perdus pour l'exploitation étant devenu certaines années supérieur à ce que l'on pouvait espérer comme productivité de ces forêts. Des pollutions atmosphériques importantes sont signalées un peu partout, dans les Alpes slovènes notamment. Des impuretés chimiques émises par des usines situées dans des fonds de vallées à basse altitude ont pu être dosées dans des prélèvements d'air ou mises en évidence par leur effet sur la végétation jusqu'à une altitude située parfois à plus

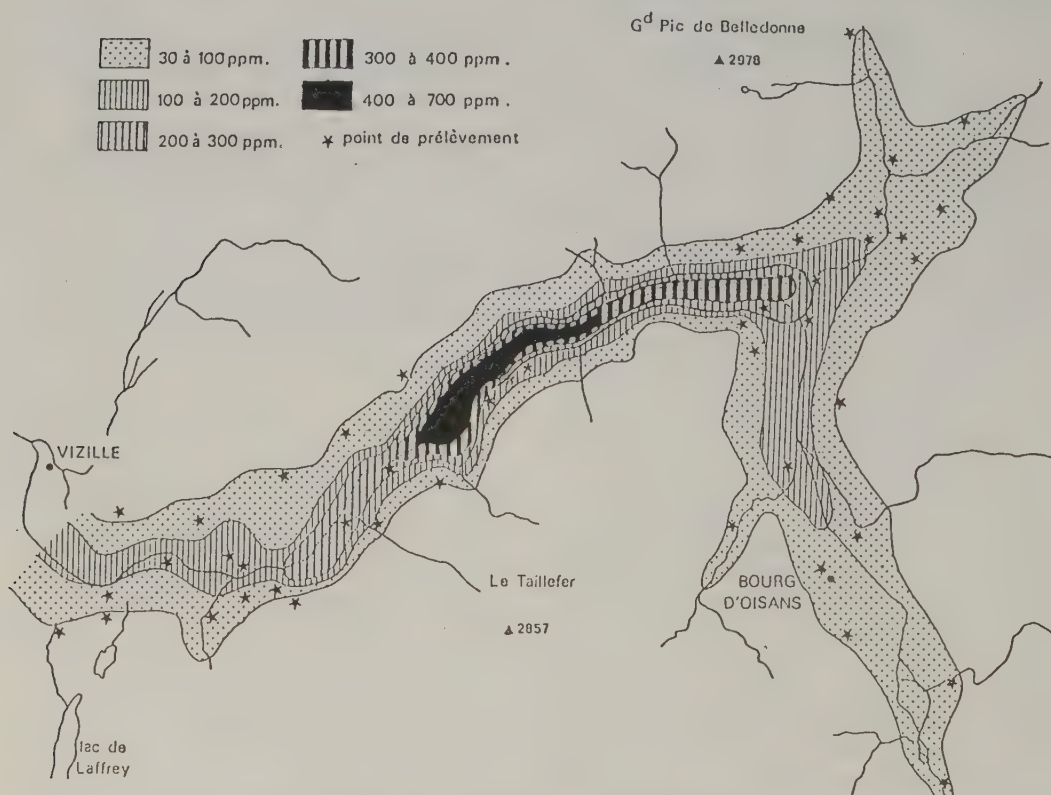


Fig.V-8. Courbes d'isopollution dans la basse vallée de la Romanche. Les chiffres sont exprimés en ppm (10^{-6}) de fluor dans les aiguilles d'épicéa et se rapportent à l'année 1975 (d'après Garrec et Batail in Ozenda, Pautou et coll., 1979).

de 1.000 m. au-dessus du foyer d'émission (Romanche, Maurienne). L'application de méthodes nouvelles de détection utilisant les effets observables sur la végétation ont permis la cartographie des niveaux de pollution dans plusieurs vallées des Alpes occidentales (fig. V-8).

Jusqu'ici les eaux alpines étaient considérées comme un modèle de pureté : la pollution commence maintenant, en relation avec l'industrialisation mais surtout avec l'implantation de véritables zones urbaines. On signale que depuis quelques années le lac Tovel dans le Trentin, qui présentait annuellement un curieux phénomène de coloration rouge apparaissant à la fin de l'été par suite du développement de l'algue planctonique *Gleodinium sanguineum*, n'a plus rougi depuis 1965 en raison d'une pollution de ses eaux due à des déversements de détersifs et d'hydrocarbures. La variation de la flore de Diatomées peut être utilisée comme un indicateur de pollution : dans des torrents subalpins du Tyrol, les déversements d'eaux usées provenant de stations touristiques ont entraîné la diminution du nombre d'espèces et une prolifération de *Cymbella ventricosa* (Kawecka, 1974). Une étude écologique exemplaire du Piburger See, lac tyrolien fortement eutrophisé, a permis de prendre des mesures de restauration qui ont été efficaces en quelques années (Pechlaner, 1968 et 1971).

4 — LA PRESSION TOURISTIQUE ET RÉSIDENTIELLE

À l'abandon rural, qui durait depuis une centaine d'années, a fait suite depuis peu une réoccupation de la montagne qui tend à prendre un caractère massif. Mais on ne peut pas dire que les Alpes se "repeuplent". Les anciens occupants avaient en effet un certain sens de la vie en montagne, et à défaut d'une exploitation véritablement rationnelle ils savaient du moins éviter les inconvénients les plus graves et maintenir vaille que vaille un équilibre, dans leur propre intérêt d'occupants permanents. Les nouveaux venus sont des migrants temporaires dont l'intérêt se porte

dans une direction ou une autre, mais dans l'ignorance à peu près complète de ce qu'est le milieu naturel de la montagne et des conséquences que cette méconnaissance peut avoir même à court terme. Ici encore il faut distinguer les étapes progressives du processus de dégradation. Le **développement brusque du tourisme estival ou dominical**, à partir de 1950 environ, a fait place depuis une vingtaine d'années à **l'implantation de résidences secondaires** dont la densité est excessive dans l'arrière-pays des grandes agglomérations. À la diminution et à la fragmentation de l'espace libre s'ajoute une banalisation du paysage : les dépôts d'ordures, jusqu'ici discrets, défigurent maintenant de nombreux vallons, et autour des zones d'habitation nouvelles progresse rapidement une végétation rudérale à la fois inesthétique et concurrentielle pour les plantes spontanées.

Dans le même temps les stations de ski évoluent vers un gigantisme qui a porté certaines d'entre elles à l'effectif de 30.000 lits, entraînant non seulement l'urbanisation poussée des sites correspondants mais en outre la prolifération de remontées mécaniques, dont certaines en forêt, et même dans le territoire de parcs nationaux ; il en est ainsi dans des forêts subalpines du Grand Paradis (Cogne), dans le Parc du Stelvio et même en France dans le Parc National de la Vanoise, défendu en principe par une législation particulièrement stricte mais de plus en plus difficile à protéger contre l'emprise des installations de ski. Ces installations comportent des travaux de terrassements qui semblent ignorer les principes élémentaires de mécanique des sols, et l'enherbement artificiel des pistes de ski s'est révélé insuffisant pour pallier l'effet érosif du déboisement (fig. V-9) ; de nombreuses recherches sont actuellement en cours à ce sujet (Cernuska, 1979).

Les différentes implantations s'accompagnent de la construction de routes, dont beaucoup n'ont pas d'utilité évidente, mais qui chaque fois fragmentent la végétation naturelle et représentent, notamment dans les forêts, des saignées à partir desquelles progresse la dégradation. C'est la route, et

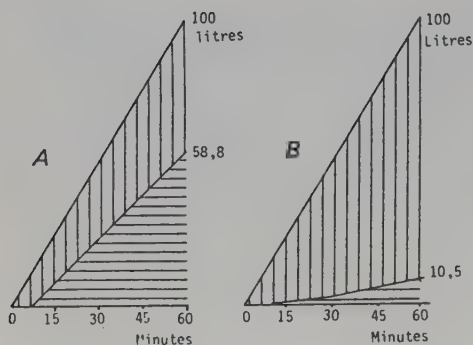


Fig.V-9. Effet des sols forestiers sur la rétention du ruissellement. Sur une pente, déboisée le long d'une piste de ski, on a fait écouler 100 litres en une heure sur deux parcelles de 1 m² chacune et mesuré le ruissellement (hachures verticales): A, sur la parcelle située sous forêt d'*Épicéa* (plus de la moitié environ de l'eau est retenue par le sol); B, sur la parcelle située dans une piste de ski pourtant regazonnée, un dixième seulement de l'eau a été retenue (d'après Stauder, 1974, in Mayer, 1975).

D — Protection et restauration de la végétation des Alpes

Si la nécessité de conserver la nature alpine est une idée qui paraît avoir fait aujourd'hui de sérieux progrès dans l'esprit du public, le problème reste cependant très difficile, et l'est peut-être de plus en plus, pour les raisons suivantes :

- le caractère croissant et incoercible de la pression humaine ;
- l'irréversibilité de certaines actions ayant entraîné déjà la disparition de sites importants ;
- les incompatibilités qui apparaissent même dans l'exploitation pastorale, par exemple entre la protection de la composition floristique originelle des forêts et les exigences de la sylviculture moderne.

La recherche des solutions doit rester réaliste et se garder elle-même des excès d'un protectionnisme inconditionnel.

surtout la route en forêt, qui amène les autres nuisances. Du point de vue sylvicole, elle ne représente pas seulement une perte d'espace boisé, mais aussi un facteur de fragilité des lisières (action du vent, rudéralisation). Elle morcèle l'espace des animaux sauvages, coupe leurs voies de déplacement, les expose aux atteintes des véhicules. La route est aussi un facteur de concentration des eaux de ruissellement, accroissant l'érosion des talus. Les routes pénètrent même dans les parcs nationaux : ainsi la route du Nivollet dans le Grand Paradis. Les véhicules parviennent maintenant presque en tous points, et le danger s'est accru depuis quelques années par la commercialisation de types de véhicules "tout terrain" adaptés à la montagne, y compris les scooters des neiges et les motos ; certains parcours préférés de ces engins sont devenus des points de départ d'importantes taches d'érosion.

Les mesures possibles seront classées ici dans un ordre qui correspond à ce que l'on peut considérer comme l'évolution progressive de la méthodologie de la Protection de la Nature. On sait maintenant que la protection des espèces par des mesures locales, à l'échelle de la station de ces espèces, est de peu d'efficacité ; qu'il est préférable de maintenir des biotopes de grande étendue et même d'étendre la protection à des territoires importants comme les Parcs Nationaux. En outre, la protection des raretés n'est plus, dans l'optique actuelle, le seul aspect de la défense de la nature ; il est devenu évident que les milieux typiques, les paysages qu'ils constituent, et même les formations semi-naturelles telles que l'occupation humaine traditionnelle les a façonnées, sont tout aussi dignes d'intérêt. Enfin, la croissance des ressources naturelles passe par le maintien, et si possible l'accroissement du capital biologi-

que que représentent la couverture végétale et les sols qui la portent : les mesures de restauration des forêts et des sols ont pris une importance à la mesure de l'ampleur et de l'urgence des problèmes nés d'une longue dégradation du milieu montagnard.

1 — LES MESURES RESTRICTIVES

Protéger, c'est d'abord interdire les abus ; mais ceux-ci sont tels, et pour certains d'entre eux si bien entrés dans les mœurs, que les restrictions proposées ne peuvent être que limitées et qu'il faut se contenter de choisir les plus efficaces.

a) Limitation du ramassage des végétaux

Cette action est déjà bien engagée. Dans la plupart des pays, des dispositions légales interdisent l'arrachage, le transport et la vente d'un certain nombre d'espèces dont la liste est portée à la connaissance du public par des affiches largement répandues. Les législations les plus sévères semblent être celles de la Suisse et de l'Allemagne, où la récolte de toute Orchidée par exemple est interdite. En France, des arrêtés préfectoraux, dont le plus ancien remonte à 1905 dans les Alpes maritimes, sont restés inefficaces faute de pouvoir s'appuyer sur des textes légaux préexistants (la législation française ne reconnaissant jusqu'à une date récente que la protection de sites ou de territoires, mais non celle d'espèces, sauf en ce qui concerne le gibier).

On peut se demander cependant dans quelle mesure la prolifération d'affiches représentant les espèces rares à épargner n'a pas pour effet de désigner précisément ces espèces comme proie ; de telles affiches ne sont efficaces que si des mesures de surveillance réelles sont prises.

b) Classement de sites et de zones limitées

Les meilleurs exemples paraissent être les mesures de classement qui ont été prises ou

sont proposées en faveur des tourbières : des stations de Bouleau nain et d'autres espèces reliques ont pu ainsi être sauvées dans les Alpes orientales. Il faut mentionner également la mise en réserve de restes de forêts primitives, en particulier en Haute-Autriche et dans le Nord de la Yougoslavie, et celle du bois de *Juniperus thurifera* de Saint-Crépin près de Briançon (fig. II-8).

c) Constitution de réserves étendues et de parcs

La protection de zones étendues dans les Alpes a commencé déjà vers le début du siècle : ainsi la région du Königssee en Bavière a fait l'objet de mesures efficaces depuis 1910, et dans les Alpes slovènes, la vallée des lacs du Triglav est protégée depuis 1924. Dans les Alpes françaises une protection non négligeable a été jusqu'à maintenant assurée par le statut des forêts domaniales et celui des forêts appartenant à des collectivités locales mais soumises au régime forestier.

Actuellement (1983), huit parcs nationaux existent dans la chaîne alpine (fig. V-10). D'autres sont en projet très avancé (Hohe Tauern). Un grave inconvénient est le fait que ces parcs se trouvent tous, sauf celui de Bavière, dans les Alpes internes. Il est vrai qu'il s'y ajoute de nombreuses réserves, de grande superficie, dont une partie dans les Préalpes ; mais leur statut et l'efficacité des mesures de protection sont très variables de l'une à l'autre. La loi de 1960 régissant les Parcs Nationaux français a introduit une disposition originale consistant dans la création d'une zone centrale, ou parc proprement dit, dans laquelle les mesures restrictives sont très strictes, et d'une zone périphérique qui bénéficie au contraire de fonds publics aidant à l'aménagement ; de la sorte, les communes dont le territoire appartient aux deux zones reçoivent dans la seconde une compensation aux abandons qu'elles consentent dans la première et qui sont alors plus faciles à obtenir.

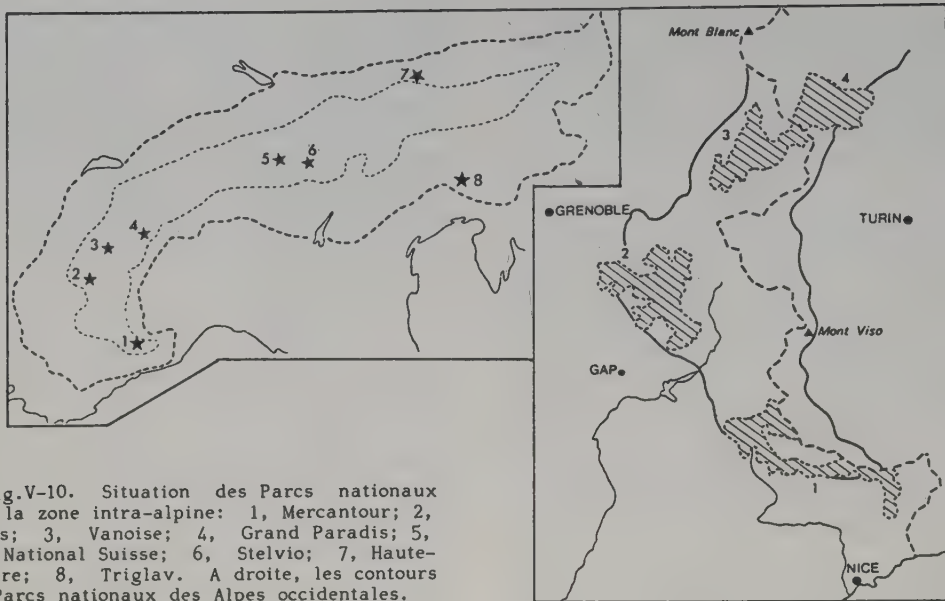


Fig.V-10. Situation des Parcs nationaux dans la zone intra-alpine: 1, Mercantour; 2, Ecrins; 3, Vanoise; 4, Grand Paradis; 5, Parc National Suisse; 6, Stelvio; 7, Haute-Bavière; 8, Triglav. A droite, les contours des Parcs nationaux des Alpes occidentales.

2 — LES ESSAIS ÉDUCATIFS

Les parcs nationaux alpins voient maintenant passer chaque année des centaines de milliers de visiteurs. Nombreux sont aussi ceux qui, sans pénétrer dans un de ces parcs, se trouvent au contact de la nature alpine au hasard de leurs vacances. Le moment est venu de donner à un public aussi vaste que possible un sens de la nature qu'il n'a pas toujours au départ, et de faire comprendre en particulier que l'on doit cesser de considérer cette nature comme "*res nullius*" dont chacun a le droit d'abuser, mais qu'il faut au contraire penser qu'elle appartient à tout le monde, donc aux autres. La nature alpine devrait être respectée comme un jardin public, et chacun devrait avoir à cœur de participer non seulement à ce respect mais à la surveillance de ce bien commun. Il y a beaucoup à faire pour cette éducation : il suffit de voir avec quelle inconscience les pique-niqueurs allument du feu en forêt et avec quelle agressivité ils accueillent, comme une atteinte à leur liberté les remarques qu'on peut leur faire à ce sujet. Ce n'est qu'en expliquant au public ce qu'est la nature alpine, sa fragilité, les multiples dangers qu'elle court, et en contre-partie tout ce qu'elle peut apporter, de matériel comme d'impondérable, à l'homme, que l'on pourra

obtenir ce concours bénévole de tous. De nombreuses associations sont d'ailleurs prêtes à participer à cette œuvre éducative, déjà bien amorcée dans la partie septentrionale de la chaîne, plus difficile dans les secteurs de population latine.

Il n'y a pas que le grand public à convaincre. Il faudrait aussi pouvoir faire admettre aux autorités de tous niveaux, régionales et locales, l'inutilité économique et la nocivité écologique de certaines routes et autres aménagements qui sont des non-sens, surtout en haute altitude.

3 — LA RESTAURATION DES SOLS ET DU TAPIS VÉGÉTAL

Un exposé, même sommaire, des mesures nécessaires et une relation des travaux effectués ou en cours dans les Alpes dépasseraient le cadre de ce volume.

Mentionnons à titre d'exemple, l'étendue du programme de reboisements qui a été réalisé depuis un siècle dans les Alpes sud-occidentales où la dévastation avait atteint une ampleur catastrophique. Pour l'ensemble des trois départements français des Hautes-Alpes (H.A.), des Alpes de Haute-Provence (H.P.) et des Alpes Maritimes (A.M.), les

reboisements, effectués essentiellement à l'aide de Pin noir d'Autriche (accessoirement de Mélèze et de Cèdre), ont représenté 250.000 hectares, portant le taux de boisement de ces trois départements de 19 % en moyenne à 39 % (d'après des chiffres de Bourcet et de Douguedroit, 1981) :

Année	H.A.	H.P.	A.M.
1830 env.	10,7		
1876	15,4	18	23
1928	19,1		
1972	26,5	38	36

On peut évidemment objecter que des espèces étrangères à la région ont été employées massivement et que les paysages naturels s'en trouvent altérés. Mais la réussite en ce domaine n'implique pas nécessairement partout la reconstitution des écosystèmes originels, et il s'est fait de grandes et belles choses à l'aide de ces espèces forestières étrangères lorsqu'elles s'accordent avec l'ambiance du pays. Il n'est pas déplacé d'estimer que les futaies de Pin noir d'Autriche et les peuplements de Cèdres, aujourd'hui si bien naturalisés et régénérant spontanément au Ventoux et ailleurs, sont un progrès sur les maigres taillis de Chêne pubescent qui les ont précédés et à plus forte raison sur les landes dans lesquelles ils ont été implantés.

4 — NÉCESSITÉ D'UNE POLITIQUE COORDONNÉE

Jusqu'à maintenant la protection de la flore et de la végétation alpine a été effectuée dans les différents pays alpins suivant des voies parallèles mais insuffisamment concertées, si ce n'est au niveau de quelques organismes comme la Commission Internationale pour la Protection des Régions Alpines, dont les moyens d'action sont mesurés. Il devient nécessaire d'établir un plan général pour l'ensemble de l'Arc Alpin, en prévoyant non seulement d'homogénéiser les mesures de protection dans leur esprit et dans leur forme, mais aussi d'éviter les doubles emplois par une sorte de spécialisation qui permettrait à chaque petite région de sauvegarder ce qu'elle a de plus particulier. Il faudrait tirer parti

déjà de la législation socio-économique sur les zones de montagne, progressivement mise en place dans les différents pays alpins, et qui, si elle n'a pas pour objet immédiat la protection de la nature mais plutôt celle de la vie rurale en montagne, contient des dispositions qui pourraient être utilisées pour faciliter la préservation des richesses naturelles.

Ces diverses mesures de mise en réserve devraient tenir compte davantage des quatre principes suivants, qui sont parfois un peu méconnus :

- la grande inégalité de richesse floristique entre les différentes régions, et notamment l'existence de foyers d'endémisme qui sont maintenant bien connus et localisés : on a pu chiffrer l'importance relative de cet endémisme dans les cinq ou six foyers principaux qui ont été reconnus dans la chaîne alpine et qui se situent principalement dans les massifs calcaires des Alpes du Sud : Alpes maritimes et ligures, Alpes bergamasques et du Trentin, Alpes juliennes (cf. fig. II-26). Ces zones devraient être préservées de toute urgence.

- l'intérêt de protéger non seulement des espèces, mais également des biotopes endémiques ou rares, comme les plus beaux exemplaires de l'association du Pin à crochets dans les Préalpes de Savoie et du Dauphiné, ou encore les restes d'association du Pin Mugo dans les Alpes ligures ;

- la nécessité de choisir méthodiquement les écosystèmes à protéger dans la totalité des étages et des séries de végétation, pour conserver les témoins des diverses formations végétales et de leurs stades évolutifs. Il faut songer davantage à protéger ce qui est typique, peut-être plus encore que ce qui est rare. Pour cela, il faudrait renoncer aux typologies périmées ou aux illusoire tentatives d'inventaires informatisés, pour utiliser enfin l'instrument de choix que représente la cartographie de la végétation sous sa forme moderne, dont les organismes nationaux ou internationaux ne semblent pas encore avoir mesuré les possibilités ;

- la nécessité de protéger aussi les écosystèmes semi-naturels, dans la mesure où ils sont les témoins d'une exploitation rationnelle et équilibrée du tapis végétal.

VI

L'étage collinéen et ses relations avec l'avant-pays

On peut définir en première approximation l'étage collinéen comme celui des chênaies, ou comme l'étage situé au-dessous de la limite inférieure du Hêtre ; mais la réalité est assez complexe en raison de la fréquence d'un niveau de transition, dit submontagnard, où coexistent souvent les chênaies les plus hautes et les hêtraies les plus thermophiles et qui se trouve, suivant les auteurs et les régions, considéré comme le sommet du Collinéen ou bien comme la base du Montagnard.

Comme on l'a vu dans le chapitre IV, l'étage collinéen forme essentiellement une ceinture autour du versant sud de la chaîne alpine, remontant vers le nord en Styrie d'un côté, en Savoie et en Suisse occidentale de l'autre, et pouvant s'élever localement jusqu'à 800 m. ou parfois davantage. Il est lui-même bordé vers le sud, dans les Alpes occidentales, par une ceinture méditerranéenne qui peut s'infiltrer plus ou moins profondément dans les vallées, de sorte que nous avons proposé de désigner ici le Collinéen, très influencé par la proximité de cette végétation méditerranéenne et dominé par le Chêne pubescent, sous le nom de Supra-méditerranéen. Par extention, le Collinéen du sud-est de la chaîne, qui borde la plaine du Pô sur les premiers contreforts alpins, a été désigné également sous le nom de Supra-méditerranéen, mais de type oriental en raison de quelques différences dont la principale est la dominance de l'Ostrya.

Le long du bord nord de la chaîne par contre, l'abaissement des limites d'étages, dû à la latitude plus septentrionale et au climat plus humide, arrête le Collinéen vers 400 m., et comme la chaîne est en grande partie bordée sur ce côté nord de plateaux qui dépassent cette altitude, l'étage collinéen est repoussé à quelque distance par un Submontagnard qui occupe l'essentiel de l'avant-pays (cf. fig. IV-4). Là où ce Collinéen est toutefois en contact avec les Préalpes, il prend alors une forme très différente du Supra-méditerranéen, et que nous désignons par Collinéen de type médio-européen ; celui-ci existe d'ailleurs aussi dans une partie du versant sud.

Chacune de ces grandes divisions possède ses propres séries de végétation, dont la répartition générale est indiquée, autant que cela est possible compte tenu de leur interpénétration, dans la figure VI-1.

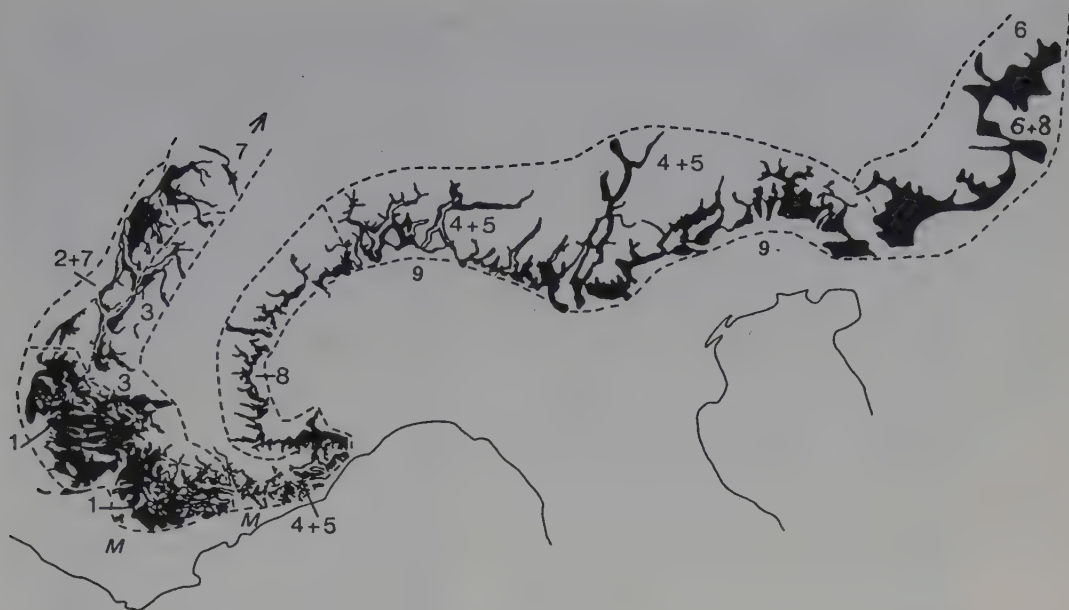


Fig. VI-1. Répartition des principales séries collinéennes dans les Alpes. Les taches noires représentent la surface effectivement occupée par les séries énumérées ci-après; les contours sont plus précis dans les Alpes occidentales en raison de l'existence d'une couverture complète de cartes de végétation à moyenne échelle (1/50 000 à 1/200 000). M, marge méditerranéenne de Moyenne-Provence et des Alpes maritimes. 1, Série supra-méditerranéenne occidentale du Chêne pubescent, limitée à la Haute-Provence. 2, Série delphino-jurassienne du Chêne pubescent, intriquée avec la Série des chênaies à charme, 7, celle-ci se continuant dans les Préalpes suisses. 3, Série intra-alpine du chêne pubescent. 4, Série supraméditerranéenne orientale du Chêne pubescent et 5, Série de l'Ostrya, étroitement associées. 6, Chênaies suprapannoniques, se continuant vers le Nord jusque dans la région viennoise. 7, Série du Charme (son aire discontinue le long du bord septentrional de la chaîne n'a pas été figurée). 8, Chênaies acidophiles (Piémont et Styrie). 9, Série planitiaire du Chêne pédonculé, sur les alluvions de la plaine du Pô.

A — La marge méditerranéenne

En Provence et dans les Alpes maritimes, la chaîne alpine s'avance jusqu'à faible distance des côtes méditerranéennes; dans l'Est des Alpes maritimes, elle borde même directement, parfois par de hautes falaises, le littoral. Par suite de la vigueur et de la complexité du relief, l'intrication des végétations méditerranéenne et montagnarde est telle qu'il n'est pas possible, dans une étude des Alpes, de passer sous silence la première qui pénètre, à la faveur des principales vallées, assez loin à l'intérieur des reliefs.

Les étages de végétation des montagnes du bassin méditerranéen ont fait l'objet d'une révision (Ozenda, 1975) dans laquelle la végétation méditerranéenne au sens le plus large (y compris celle des montagnes) est divisée en cinq étages qui sont, de la base au sommet, le Thermo-, le Mésio-, le Supra-l'Oro- et l'Altiméditerranéen. Les deux premiers correspondent à la végétation méditerranéenne au sens habituel; les trois derniers sont des étages d'altitude qui représentent la forme que prennent, en

montagne méditerranéenne, le Collinéen, le Montagnard et le Subalpin respectivement.

Sur la bordure sud-occidentale des Alpes, l'étage thermoméditerranéen est à peine représenté et seulement d'une manière très fragmentaire à la faveur d'une situation topographique particulière ; le Mésoméditerranéen est par contre bien développé avec des caractères d'ailleurs influencés par la montagne toute proche. Nous résumerons brièvement la description de ces deux étages. Le Supraméditerranéen, qui est le faciès que prend ici le Collinéen, sera étudié par contre plus en détail dans la suite, en VI-B. Quant à l'Oroméditerranéen et à l'Altiméditerranéen, ils n'existent ici que très localement et sous une forme appauvrie qui sera elle aussi étudiée plus loin (chap. VII et VIII).

1 — L'ÉTAGE THERMOMÉDITERRANÉEN : SÉRIE DE *CERATONIA SILIQUA*

L'étage thermoméditerranéen est une ceinture de végétation thermophile qui occupe les plaines et les régions littorales de la moitié sud du Bassin méditerranéen. Dans la partie occidentale de ce dernier, la limite nord de l'aire continue se situe approximativement sur le 41^e parallèle, passant par Barcelone, le détroit corso-sarde et Naples : le Thermo-méditerranéen n'aurait donc aucune raison d'arriver au contact du pied des Alpes, si ce n'était la situation privilégiée créée dans les Alpes maritimes par l'existence de reliefs tombant brusquement sur le littoral ("côte tectonique") et constituant une sorte de vaste espalier exposé au Sud. Dans la mesure où la présence de ce lambeau de Thermo-méditerranéen est une conséquence directe de cette topographie particulière, il peut être considéré comme faisant véritablement partie de la chafne.

La végétation thermoméditerranéenne comprend l'Oléastre ou Olivier sauvage, le Caroubier, le Palmier-nain, entre autres. Ce sont du moins les espèces qui servent à définir les limites nord du domaine thermoméditerranéen, par exemple dans l'Ouest de

l'Espagne ; les groupements végétaux de cet étage sont souvent réunis sous le nom de "climax du Caroubier" (*Oleo-Ceratonion*).

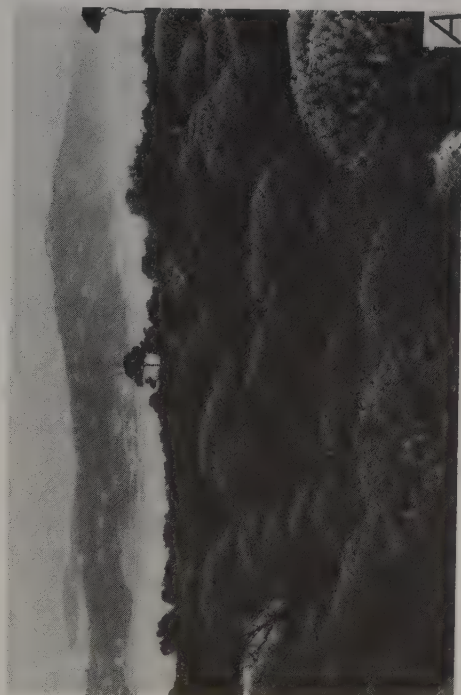
La présence sur le littoral méditerranéen français d'une végétation plus chaude que celle de l'étage du Chêne vert avait été soupçonnée déjà par Flahault, mais n'avait pas fait l'objet d'une description précise, cet auteur groupant sous les termes d' "étage de l'Oranger" ou "étage du Myrte" des formations côtières très différentes les unes des autres. C'est Guinochet et Drouineau (1944) qui ont identifié et décrit pour la première fois, dans la partie de cette bande côtière située entre Nice et Menton, des groupements ne dérivant pas de la Chênaie d'Yeuse, mais se rattachant à l'*Oleo-Ceratonion*. Une première délimitation cartographique a été établie (Ozenda, 1950) à l'occasion d'une monographie d'*Eu phorbia dendroides*, espèce caractéristique de cet étage (fig. VI-2A).

Par la suite, cette végétation a été décrite sous le nom de série du Caroubier (Ozenda, 1962, 1966, 1981). Nous renvoyons le lecteur à ces publications, dont nous donnerons ici seulement un résumé.

L'étage thermoméditerranéen des Alpes maritimes est limité au littoral, entre Nice et la frontière italienne ; il pénètre peu vers l'intérieur et ne s'élève guère en altitude, exceptionnellement jusque vers 350 m. dans la région de Monaco (1, fig. VI-5).

Il se trouve presque exclusivement sur des calcaires durs tithoniques, évitant les enclaves de marno-calcaires. Bien abrité par des falaises exposées au Sud, il jouit d'une température favorable dont la moyenne annuelle est supérieure à 15°. La pluviosité, relativement élevée pour un littoral méditerranéen, est ici comprise entre 700 et 800 mm. Le sol est une terra rossa de décalcification.

L'étude de cette série est difficile, car elle est toujours fragmentaire. Elle se trouve dans une zone de très forte densité humaine qui a fait l'objet d'une urbanisation intense, presque totale dans de larges secteurs. C'est aussi dans cette série que se trouvent l'essentiel des cultures subtropicales acclimatées sur la côte.



A



B



C



D

Fig. VI-2. Quelques aspects caractéristiques de la marge méditerranéenne. An l'étage thermoméditerranéen: garrigue à Euphorbia dendroïdes, à 200 m d'altitude, près de Nice; au fond, la presqu'île du Cap Ferrat. B, Série du pin d'Alep: la Pinède de Pin d'Alep résulte en partie de reboisement et constitue un paraclimax temporaire sous lequel repousse le Chêne vert (plateau du Mont-Boron, près de Nice). C, Série méditerranéenne du Chêne pubescent: ici, faciès rocheux à Chêne vert et Genévrier oxycèdre mélangé à du Genévrier commun, à la limite supérieure de la série vers 750 m, sur le plateau de St-Vallier au-dessus de Grasse. D, détail de la colonisation d'anciennes cultures par les jeunes Chênes pubescents, plateau de St-Vallier, 800 m.

Lorsque les groupements sont détruits ou altérés, ils ne se reconstituent que jusqu'au stade arbustif et restent fragmentaires, infiltrés d'éléments rudéraux. En outre, la série n'est pas pure, mais étroitement intriquée avec la série du Pin d'Alep.

La dégradation passe par les stades suivants :

- le climax, qui semble être une brousse à *Ceratonia* et à *Oléastre*, fréquemment piquetée de Pin d'Alap et qui se développe aussi sous les Pinèdes résultant de reboisement ;

- une garrigue haute (de 1 à 3 m.) à *Euphorbia dendroides* qui est le groupement le mieux représenté et le faciès principal de la série ;

- une garrigue basse à *Euphorbia spinosa*, résultant de l'appauvrissement de la précédente sur sol rocailleux ;

- une pelouse à *Brachypodium ramosum*, un peu différente (enrichie en espèces thermophiles) de celle de la Provence ;

- des groupements très ouverts à *Hyparrhenia*, *Andropogon*, *Asphodelus fistulosus*.

Rappelons que le Palmier nain, *Chamaerops humilis*, existait encore à l'état spontané aux environs de Beaulieu au siècle dernier.

En dehors de l'aire principale située entre Nice et Menton, des éléments isolés de la série du Caroubier se retrouvent de part et d'autre le long du littoral, indiquant une frange plus chaude dans l'étage mésoméditerranéen. Ainsi une garrigue à *Euphorbia dendroides*, bien développée, est présente en quelques points de la côte de l'Estérel (Le Trayas). Cette espèce se retrouve sporadiquement dans les Iles d'Hyères, et à l'opposé dans les environs de Pietra-ligure et de Loano en Ligurie, où s'observent aussi quelques Caroubiers sauvages dans les falaises.

2 — L'ÉTAGE MÉSOMÉDITERRANÉEN

L'aire de l'étage mésoméditerranéen a été classiquement définie par la limite de l'Olivier, puis par celle du Chêne vert (*Quercus ilex*) ou "Yeuse" et enfin par celle de l'association du Chêne vert ou *Quercetum ilicis*, ce qui correspond à trois stades progressifs de précision. Cette définition simple a été élaborée et utilisée dans le Languedoc et la

Provence occidentale ; elle s'applique moins bien à la Haute-Provence, surtout orientale, et aux Alpes maritimes. En effet, dans ces dernières régions :

- *Quercus ilex* est présent dans des groupements végétaux très divers, appartenant certainement à plusieurs séries dynamiques (fig. VI-3) ; de plus, il remonte dans la base de l'étage supraméditerranéen et descend dans le thermoméditerranéen ;

- il a été en grande partie détruit ; il ne s'est conservé que dans les terrains rocheux, et en dehors de ceux-ci il est presque partout subordonné aux autres arbres ;

- de ce fait, le *Quercetum ilicis* typique est pratiquement absent, et en outre les caractéristiques de ses stades de dégradation classiques en Provence occidentale ou en Languedoc (*Quercus coccifera*, *Phlomis*) manquent dans la région.

Ainsi *Quercus ilex*, présent dans toutes les séries de trois étages, ne peut servir à caractériser l'une plutôt que l'autre, et nous avons adopté une nomenclature dans laquelle aucune série ne porte son nom.

La figure VI-3 résume la disposition schématique des séries du Thermoméditerranéen, du Mésoméditerranéen et de la base du Supraméditerranéen en fonction de l'altitude (ou de la distance à la mer) et de la nature du substrat. Notons que la série du Chêne-liège n'est représentée qu'en Basse-Provence, dans des massifs (Maures, Estérel, Tanneron, collines de Biot) situés complètement à l'extérieur de la chaîne alpine, quoique à peu de distance d'elle ; nous la laisserons de côté dans la suite de cet exposé.

La distinction entre les deux étages, méso- et supraméditerranéen, est nette dans les Alpes maritimes, moins nette en Provence occidentale. La limite entre ces étages peut être située d'une manière assez précise autour de l'altitude 600 m. dans les Alpes maritimes orientales (fig. VI-4) ; plus à l'Ouest, en Provence, elle est un peu plus basse, de l'ordre de 400 à 500 m. (sauf remontées locales dues à des situations topographiques favorables). Un bon critère est la limite supérieure de la culture de l'olivier, meilleure caractéristique de l'étage mésoméditerranéen que le Chêne vert.

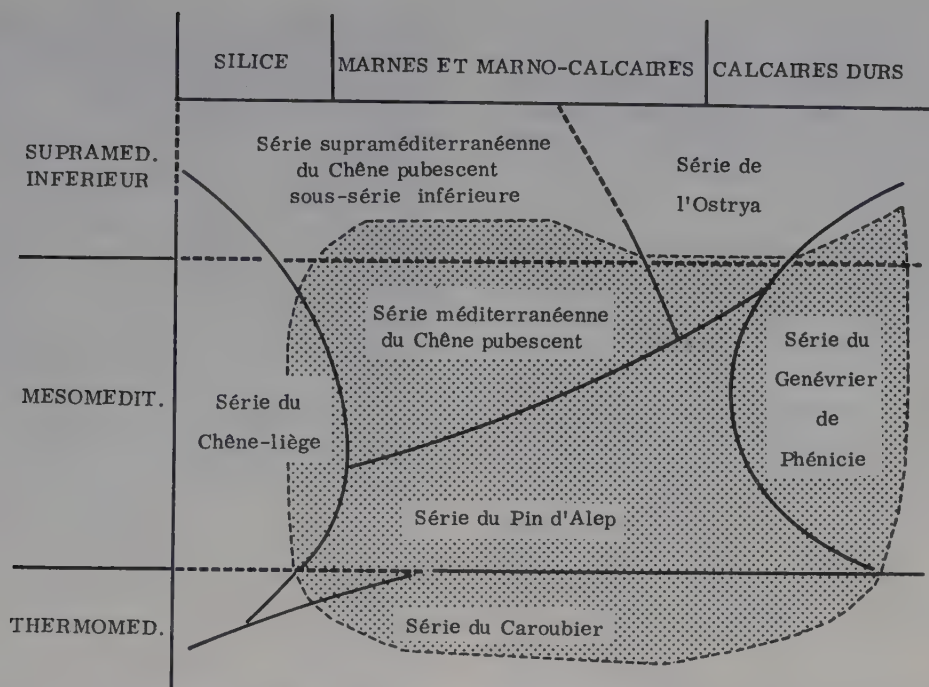


Fig. VI-3. Disposition schématique des séries méditerranéennes en fonction de l'étagement altitudinal et de la nature du sol. La niche écologique de *Quercus ilex* est représentée en grisé.

Cette limite entre les deux étages peut être aussi appréciée en de nombreux points, avec une bonne approximation, par le remplacement assez brusque des espèces suivantes, abondantes et d'une physionomie facilement repérable :

Mésoméditerranéen	Supraméditerranéen
<i>Juniperus oxycedrus</i>	<i>J. communis</i>
<i>Spartium junceum</i>	<i>Genista cinerea</i>
<i>Lavandula latifolia</i>	<i>Lavandula vera</i>

a) Série de *Pinus halepensis*

Elle correspond à la partie la plus chaude de l'étage mésoméditerranéen. Du fait que les massifs cristallins de Provence orientale, porteurs de l'unique série du Chêne-liège, viennent sur leur lisière nord presque au contact des premiers reliefs préalpins et de l'étage supraméditerranéen, la série du Pin d'Alep se trouve interrompue entre Draguignan et Grasse et disjointe en deux parties, l'une dans le Bas-Rhône et la Provence occidentale, l'autre dans les Alpes maritimes.

Elle présente des caractères un peu différents dans ces deux parties (fig. VI-5).

La spontanéité du Pin d'Alep dans le Midi français, longtemps mise en doute, n'est plus contestable aujourd'hui à la suite des travaux palynologiques récents et la valeur climacique de cette essence est maintenant bien établie.

1. Dans les Alpes maritimes

Dans leur partie centrale, entre Nice et Menton, la série cède la place sur la côte à celle du Caroubier, avec laquelle à vrai dire elle s'intrique plus ou moins et qu'elle remplace au-dessus de 200 m. environ. De part et d'autre, dans les régions d'Antibes et en Ligurie, elle arrive par contre au littoral.

La limite supérieure n'atteint pas celle de l'étage mésoméditerranéen, mais se situe vers 400 m. et peut servir, dans cette région (pas en Provence, par contre) à définir un sous-étage mésoméditerranéen inférieur. Cette limite correspond par définition au moment où cesse le Pin d'Alep, mais aussi à la disparition d'un certain nombre d'espèces, caracté-

ristiques locales de cette série ou du sous-étage méditerranéen inférieur : *Pistacia lentiscus*, *Viburnum tinus*, *Calycotome spinosa*, *Cneorum tricocum*, *Daphne gnidium*, *Allium neapolitanum*, *Arisarum vulgare*, *Oryzopsis coerulescens*, *Globularia alypum*.

La série est très multiforme et mériterait probablement d'être subdivisée en plusieurs sous-séries, pour la distinction desquelles la nature du substrat lithologique joue un rôle majeur.

α) Sur marnes ou marno-calcaires, en particulier dans le bassin du Paillon, les bois de Pin d'Alep sont denses et de belle venue ; les groupements arbustifs sont des landes à Romarin, Stehaelina, Coris (décrits classiquement dans l'alliance du *Rosmarino-Ericion*). Sur marnes fortement érodées, groupement très ouvert à *Globularia alypum*. C'est probablement la forme la plus typique de la série et contrairement à l'opinion d'auteurs provençaux nous pensons, comme Duvigneaud (1953), qu'il s'agit d'un véritable climax.



Fig. VI-4. Limite supérieure de la culture de l'Olivier, en tant qu'indicateur de la limite supérieure de l'étage mésoméditerranéen, dans les Alpes maritimes. La figure représente le bassin de Sospel; chaque point correspond à un signe de l'Olivier, tels que ces signes figurent dans la Carte de France à 1/50 000. En grisé, les altitudes supérieures à 600 m; en pointillé, la cote 400; en quadrillé, l'agglomération de Sospel à l'altitude 340 m. On voit que la presque totalité des Olivettes se trouvent sur les pentes entre 400 et 600 m et que la cote 600 correspond assez exactement à leur limite supérieure.

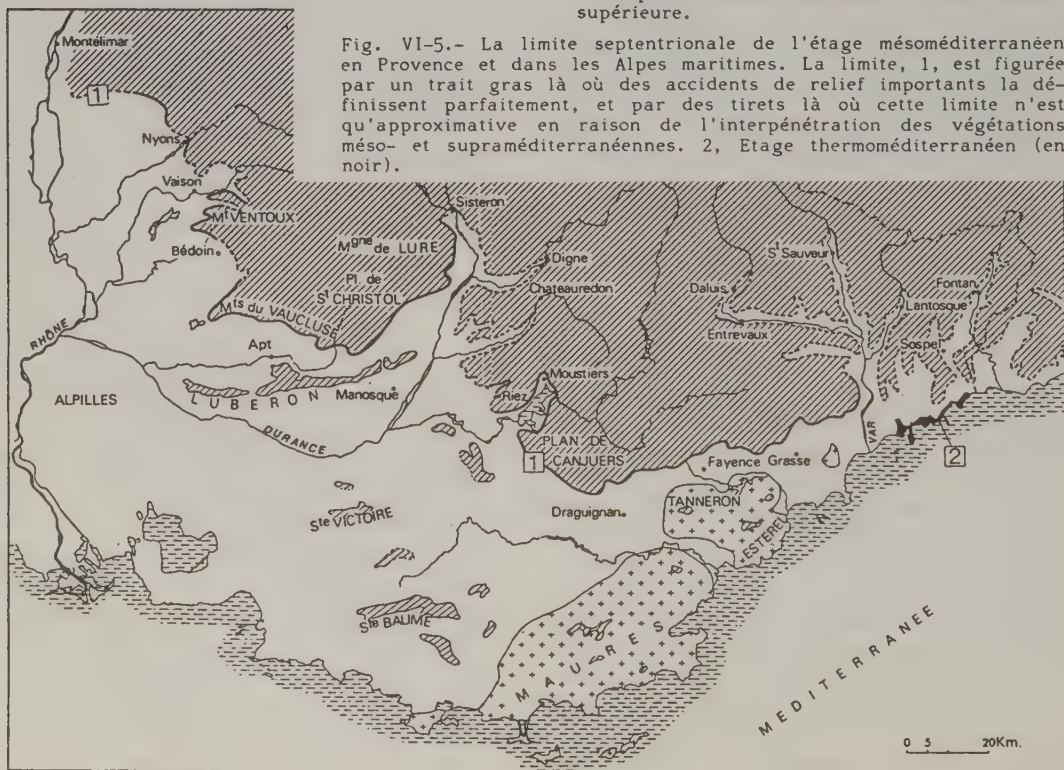


Fig. VI-5.- La limite septentrionale de l'étage mésoméditerranéen en Provence et dans les Alpes maritimes. La limite, 1, est figurée par un trait gras là où des accidents de relief importants la définissent parfaitement, et par des tirets là où cette limite n'est qu'approximative en raison de l'interpénétration des végétations méso- et supraméditerranéennes. 2, Etage thermoméditerranéen (en noir).

β) **Sur calcaire**, par exemple dans l'arrière-pays de Menton ou de Vence, les bois de Pin d'Alep sont peu étendus ou fortement clairsemés, soumis à de fréquents incendies, et le groupement principal est une brousse à Myrte et Calycotome (Guinochet et Drouineau, 1944) souvent dégradée en pelouse à *Brachypodium ramosum*. Dans les parties les plus rocheuses, et qui n'ont été que peu ou pas modifiées par l'action humaine, une brousse haute à Chêne vert représente peut-être des lambeaux du vrai climax de la Chênaie d'Yeuse.

γ) **Sur poudingues**, dans les collines de l'ancien delta du Var à l'Ouest de Nice, le sous-sol assez friable reproduit des conditions édaphiques analogues à celles des marnes. Les bois sont très réduits en raison de l'extension des cultures ; landes à Romarin avec dominance de *Cistus albidus* ; brousses à *Coriaria* sur les pentes et dans les vallons. Ce type est d'une étude difficile en raison de la forte urbanisation.

δ) **Sur grès**, aux environs de Menton et en Ligurie. Ici, également, la dégradation est très forte en raison de la densité des cultures ; le Pin d'Alep est presque absent et les autres groupements sont fragmentaires, bien reconnaissables toutefois par endroits, dans la basse vallée de la Roya par exemple.

2. En Provence orientale et dans le Bas-Rhône

De la région de Fayence et jusqu'à la Basse-Durance, la série du Pin d'Alep est représentée par une forme moins chaude, où manque une partie des caractéristiques précédentes (lentisque, Smilax) ; des flots de cette formation se rencontrent encore dans la Moyenne-Durance jusqu'aux environs de Lurs et dans la vallée du Rhône jusqu'au tour de Vaison-la-Romaine.

A l'Ouest de la Durance, la composition est modifiée quelque peu par la présence d'espèces occidentales (Chêne kermès, *Cistus laurifolius*). La série recouvre les pentes sud de la chaîne du Lubéron et contourne celle-ci au Nord en occupant une partie du bassin d'Apt.

Tout à l'Ouest enfin, la limite remonte le long des reliefs qui bordent la vallée du Rhône, en dessinant trois grands "golfs" : le bassin d'Apt déjà nommé, entre le Lubéron et les Monts du Vaucluse, le bassin de Bédoin entre les Monts du Vaucluse et le Ventoux, enfin le bassin de Vaison-la-Romaine et Nyons au Nord du Ventoux, contre les Baronnies. Le caractère méditerranéen s'appauvrit progressivement du Sud au Nord, sauf toutefois dans le bassin de Vaison-Nyons qui renferme des remontées assez nettes d'espèces euméditerranéennes thermophiles, comme le Chêne kermès, *Brachypodium ramosum*, le Romarin, et où le Pin d'Alep est abondant ; il est possible que dans cette région (Baronnies) un relief moins massif, plus disséqué, favorise les pénétrations chaudes.

b) Série mésoméditerranéenne de *Quercus pubescens*

Elle représente le climax du Chêne pubescent à l'intérieur des limites de l'Olivier, et correspond à la Chênaie mixte de *Quercus pubescens* et *Quercus ilex*, longtemps considéré comme un simple faciès de transition dont, en l'absence de documents cartographiques précis, l'importance réelle était difficile à évaluer (*Quercetum ilicis pubescentosum* de Braun-Blanquet). Son étude détaillée a montré qu'il s'agit bien d'une entité autonome, quoiqu'un peu hétérogène (Ozenda, 1966).

Cette série occupe, généralement entre 300 et 600 (— 700 m.), c'est-à-dire dans la partie supérieure de l'étage mésoméditerranéen, les terrains profonds, tandis que les sols rocaillieux reviennent à la série suivante. Elle recouvre les meilleures terres du domaine méditerranéen et comprend d'importantes cultures : l'essentiel des Olivettes, les Lavandaies de la région de Valensole, et un peu partout des cultures maraîchères et des vergers. Les cultures en terrasses ("bancaous") sont ici, plus encore que dans les autres séries, un élément essentiel du paysage.

La forme typique s'observe bien sur le premier gradin des plateaux provençaux, appelés "plans", dans les régions de Vence

et de Grasse. Le groupement climacique est une forêt basse de Chêne pubescent, beaucoup mieux développée que celles de la Chênaie supraméditerranéenne : les arbres sont favorisés par un sol profond, peut-être aussi moins drainé, et certains sont d'une taille imposante qu'ils n'atteignent qu'exceptionnellement dans le niveau supraméditerranéen.

La Chênaie est fréquemment dégradée en une brousse à Chêne vert et Oxyèdre, infiltrée de Genévrier commun dès que l'on atteint la lisière inférieure du Supraméditerranéen. Cette brousse se dégrade elle-même en une garrigue à Thym et autres Labiées dont *Lavandula latifolia* est la meilleure caractéristique, et ensuite en des groupements plus ouverts à *Aphyllantes*, *Fumuna*, *Dorycnium*, *Euphorbia spinosa*, *E. nicoensis*.

Réciproquement, une reconstitution est elle-même observable en de nombreux points, notamment dans le reboisement spontané des anciennes cultures, qui commence par l'installation d'une pelouse à *Brachypodium phoenicoides*, suivie de l'installation très rapide d'une brousse à *Spartium junceum* et à *Clematis vitalba*, cédant ensuite la place à la jeune Chênaie, avec ou sans stade intermédiaire à *Juniperus* (fig. VI-2, C et D).

On peut distinguer divers faciès, dus notamment à l'importance relative des Chênes et des Pins qui leur sont presque toujours associés, et une variante silicicole susceptible d'être séparée comme sous-série.

1. Faciès sur poudingue de Valensole : le vaste plateau de Valensole est en faible déclivité et très buriné par une multitude de vallons. Il porte un complexe dans lequel les deux Chênes, le Pin d'Alep, quelques Pins sylvestres, les cultures d'Olivier s'enchevêtrent au hasard des orientations des talwegs. Mais cette apparente mosaïque repose sur un manteau arbustif et herbacé relativement homogène, de type mésoméditerranéen appauvri.

2. Faciès à Pin maritime : c'est celui que prend la série dans les Alpes maritimes à l'est du cours inférieur du Var. Le Pin maritime, sur les marnes et même sur les calcaires francs, peut remplacer presque

totalement le Chêne, et comme dans le sous-étage méditerranéen inférieur de la même région le Chêne vert est lui-même presque remplacé par le Pin d'Alep, le passage d'un sous-étage à l'autre se traduit en fait par le contact, ou plus exactement par le remplacement progressif des deux pinèdes de substitution.

3. Variante silicicole : dans les régions de Berre-les-Alpes et de Lucéram, à 15-20 km au nord/nord-est de Nice, des crêtes gréseuses déterminent la présence, sous une strate arborescente clairsemée dans laquelle Pin maritime et Chêne pubescent sont à égalité, d'un groupement qui présente la plupart des espèces de la série, auxquelles se superpose une dominante de *Calluna*, *Erica arborea*, *Genista germanica*, *Teucrium scorodonia* et quelques Châtaigniers. Il s'agit bien d'une variante édaphique de la chênaie pubescente, très différente de la série du Chêne-liège.

Ce type doit exister plus à l'est sur les grès de Menton ; et en outre c'est probablement à lui qu'il faut rapporter la plus grande partie de l'étage méditerranéen supérieur de la Ligurie occidentale, dont l'étude n'est pas assez avancée et rendue difficile par la dégradation très poussée du tapis végétal.

Un faciès à Ericacées et Ulex de la région d'Apt (Aubert et Borel, 1965) est peut-être à placer ici.

c) Série de *Juniperus phoenicea*

C'est la plus montagnarde des séries méditerranéennes. Elle correspond aux groupements rupicoles de l'étage mésoméditerranéen, surtout dans sa partie supérieure, en prenant le terme "rupicole" dans son sens le plus large, comprenant non seulement les falaises et rochers, mais d'une manière générale les sols franchement rocheux en déclivité (fig. VI-6). Le Chêne vert en est souvent l'élément physionomique principal, car il a persisté dans ces stations tandis qu'il a été détruit ailleurs ; toutefois il ne peut servir à désigner la série puisqu'il existe aussi dans l'ensemble de l'étage méditerranéen (fig. VI-3), tandis que le Genévrier de Phénicie

est caractéristique de cette série seule, du moins dans les Alpes.

Cette formation rupicole n'a rien à voir avec les peuplements de Genévrier de Phénicie sur dunes ou alluvions des littoraux méditerranéens chauds, mais se rapproche d'une série rupicole à *Quercus ilex* et *Juniperus phoenicea* très développée dans l'Atlas algérien (Ozenda, 1955).

La série rupicole du Genévrier de Phénicie, favorisée dans les Alpes du Sud par le grand développement des escarpements rocheux calcaires qui bordent le cours moyen de la plupart des rivières, atteint une extension remarquable, des Alpes maritimes aux Monts du Vaucluse. Elle est typiquement calcicole, mais on l'observe aussi, bien constituée, sur des schistes gréseux comme ceux des gorges de Berghe dans la moyenne Roya.

Sa répartition altitudinale va, sous sa forme bien caractérisée, de 300 à 800 m. généralement ; mais compte tenu des stations les plus hautes ou les plus basses son amplitude est très grande, pouvant aller de 200 à 1.000 m., car elle est liée essentiellement à des conditions édaphiques.

D'une part, elle descend occasionnellement dans le Méditerranéen inférieur, par exemple dans les escarpements des environs d'Eze et de Beaulieu, et surtout dans les reliefs de Basse-Provence jusque près de Toulon.

D'autre part elle pénètre, mais alors très appauvrie, dans le Supraméditerranéen inférieur, sous forme de peuplements de Chêne vert et de Genévrier, ou bien de Genévrier seul, dans lesquels manquent toutes les espèces eu-méditerranéennes (Clue de Chabrières dans la vallée de l'Asse, Oppedette au Nord-Est d'Apt) ; une poussière de stations isolées de Genévrier de Phénicie s'observe encore jusque dans le Sud de la Drôme et des Hautes-Alpes (voir plus loin, sous-série inférieure de la chênaie pubescente supraméditerranéenne).

Le Genévrier de Phénicie se rencontre encore au Nord de la chaîne du Mercantour, en versant piémontais, sur des rochers dans le bassin du Gesso (Bono, 1965).

La série commence par des groupements pionniers à faible nombre d'espèces mais toujours riches en endémiques, dont Quezel (1950) a souligné l'intérêt paléogéographique. Leur composition est très inconstante et de longues observations m'ont convaincu que les nombreuses associations de rochers calcaires décrites par différents auteurs ne correspondent qu'à des fluctuations aléatoires autour d'une composition moyenne.

Le stade terminal est par contre assez constant : c'est généralement une brousse à Chêne vert assez différente de la Chênaie d'Yeuse classique. Malgré cette constance, due à un tri écologique des espèces, ce groupement est d'origine composite et juxtapose différents cortèges floristiques.



Fig. VI-6. Série du Genévrier de Phénicie, sur rochers calcaires subverticaux, vers la limite supérieure de l'Olivier à 550 m environ, à Saorge, vallée de la Roya, Alpes maritimes.

1. Espèces spéciales à la série (les endémiques des Alpes sud-occidentales sont notées E) : *Potentilla saxifraga* (E), *Saxifraga lingu-lata* ssp. *lantoscana*, *Hypericum coris*, *Alyssum halimifolium*, *Ballota frutescens* (E), *Campanula macrorrhiza* (E), *Asperula hexaphylla*, *Tunica saxifraga*,

auxquelles s'ajoutent, dans la vallée de la Roya qui est particulièrement riche : *Primula allionii* (E), *Saxifraga cochlearis* (E), *Sedum alsinefolium*.

2. Espèces communes avec les groupements rupicoles du Méditerranéen inférieur : *Euphorbia spinosa*, *Umbilicus pendulinus*, *Melica ciliata*, *Centranthus ruber*, *Senecio cineraria*, *Phagnalon sordidum*, *Sedum nicoeense*, *Helichrysum stoechas*, *Fumana ericoides*,

ou espèces méditerranéennes inférieures qui remontent dans le Méditerranéen supérieur, mais avec localisation rupicole : *Hyparrhenia hirta*, *Ruta chalepensis*, *Smilax aspera*, *Argyrolobium linneanum*, *Psoralea bituminosa*, *Asparagus acutifolius*.

3. Espèces communes avec les groupements rupicoles supraméditerranéens et montagnards (et parfois aussi subalpins, S) : *Potentilla caulescens*, *Saxifraga lingulata*, *S. aizoon* (S) (= *S. paniculata*), *Sedum dasyphyllum* (S), *Silene saxifraga*, *Kernera saxatilis* (S), *Erinus alpinus*, *Satureia piperella* (E), *Hieracium lanatum*, *Asplenium fontanum*, *A. ruta-muraria*, *A. trichomanes*.

4. Espèces méditerranéennes s'accommodant d'un substrat rocheux (chasmophytes occasionnelles) : *Quercus ilex*, *Juniperus oxycedrus*, *Pistacia terebinthus*, *Cotinus coggygia*, *Prunus mahaleb*, *Cistus albidus*, *Cephalaria leucantha*, *Asperula cynanchica*, *Allium carinatum*.

La série du Genévrier de Phénicie peut naturellement présenter, suivant l'état du sol, toutes les transitions vers la série méditerranéenne du Chêne pubescent et, dans les Alpes maritimes, vers la série de l'Ostrya.

B — L'étage supraméditerranéen de type occidental (ou type ibero-provençal)

1 — SÉRIE SUPRAMÉDITERRANÉENNE OCCIDENTALE DE *QUERCUS PUBESCENS*

a) Répartition et écologie

La série occupe l'essentiel des Préalpes du Sud du Dauphiné et de Haute-Provence ; sur une surface de 200 x 100 km environ, elle forme la quasi-totalité de l'étage (fig. VI-7).

Cette végétation est essentiellement calcicole et repose sur les terrains sédimentaires calcaires et marno-calcaires (localement sur poudingue). Les sols ne paraissent pas avoir été jusqu'ici étudiés.

Elle est développée entre les altitudes de 400 à 1.000 m., en toutes expositions (fig. VI-8A). La température moyenne annuelle est de 10° à 13°C, les précipitations moyennes annuelles sont comprises entre 700 et 1.200 millimètres, l'indice de continentalité de Gams entre 25° et 40°. La répartition mensuelle des températures et des précipitations montre que le territoire de cette série commence là où cesse la plage de sécheresse estivale méditerranéenne, mais que le creux estival des précipitations y reste très sensible : c'est le type de climat ordinairement qualifié de subméditerranéen (fig. VI-8B).

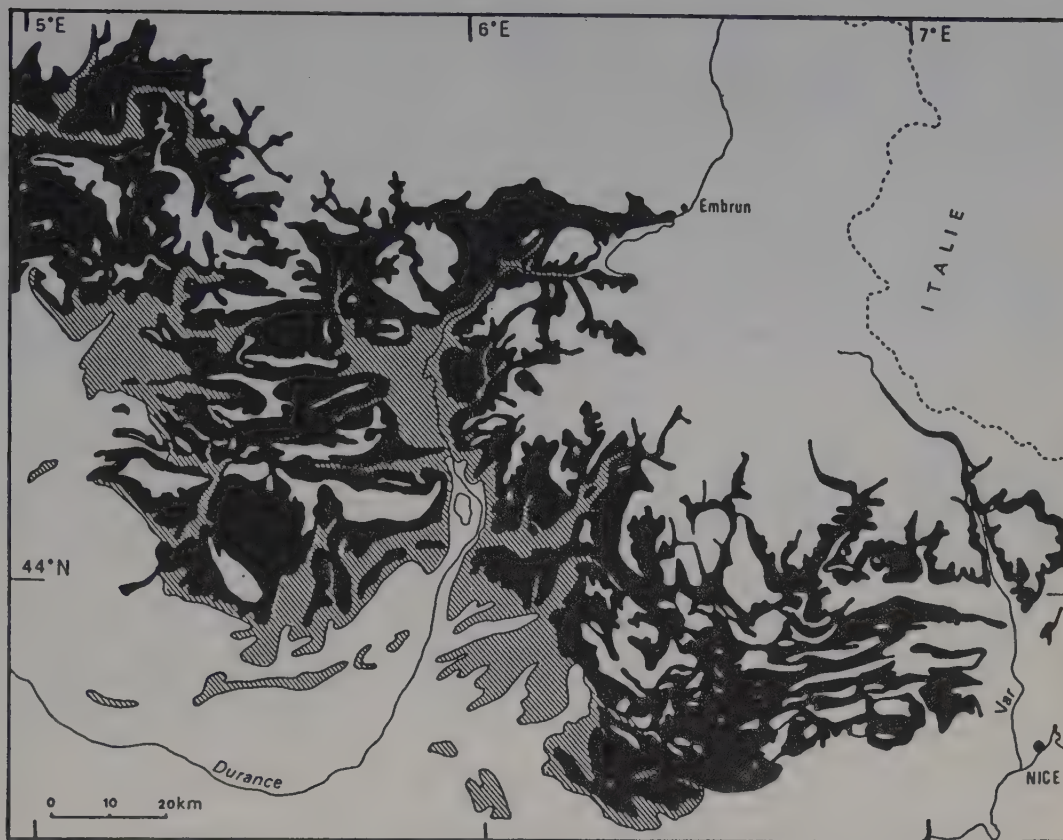


Fig. VI-7. Répartition de la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent dans les Alpes de Haute-Provence. En noir la forme principale de la série, dont les principaux groupements et le dynamisme sont indiqués sur la figure IV-9; en hachures la sous-série inférieure, qui fait transition avec la série 5 et qui est infiltrée d'espèces méditerranéennes transgressives (*Quercus ilex*, *Juniperus oxycedrus*, *Cotinus coggygria*, *Lavandula latifolia*, *Spartium junceum*).

Vers l'Ouest, la série est limitée par les terrains siliceux de la bordure orientale du Massif Central français, mais vers le sud-ouest elle s'étage largement, sous une forme très semblable à celle des Préalpes, sur tous les plateaux calcaires des Causses qui bordent ce Massif Central. Elle est probablement presque identique à celle des Pré-Pyrénées calcaires du versant français et d'une partie au moins du versant espagnol (Catalogne et Est de l'Aragon). Cette extension vers l'ouest est l'une des raisons pour lesquelles nous qualifions d'ibéro-provençal l'étage supraméditerranéen occidental.

b) Composition et dynamisme

Les relations entre les différents groupements, et le dynamisme de la série, sont

représentés par la figure VI-9. L'évolution étant bien souvent régressive, nous décrirons les groupements dans le sens de la dégradation croissante, en partant du groupement climax.

1. Le stade climacique

Le climax est toujours une forêt basse et médiocre (appelée localement "blache") de Chêne pubescent ou de Pin sylvestre, ou le plus souvent des deux arbres à la fois ; la répartition respective des deux espèces paraît à première vue très variable d'un point à un autre, mais elle obéit à quelques règles générales dues aux moindres exigences écologiques du Pin.

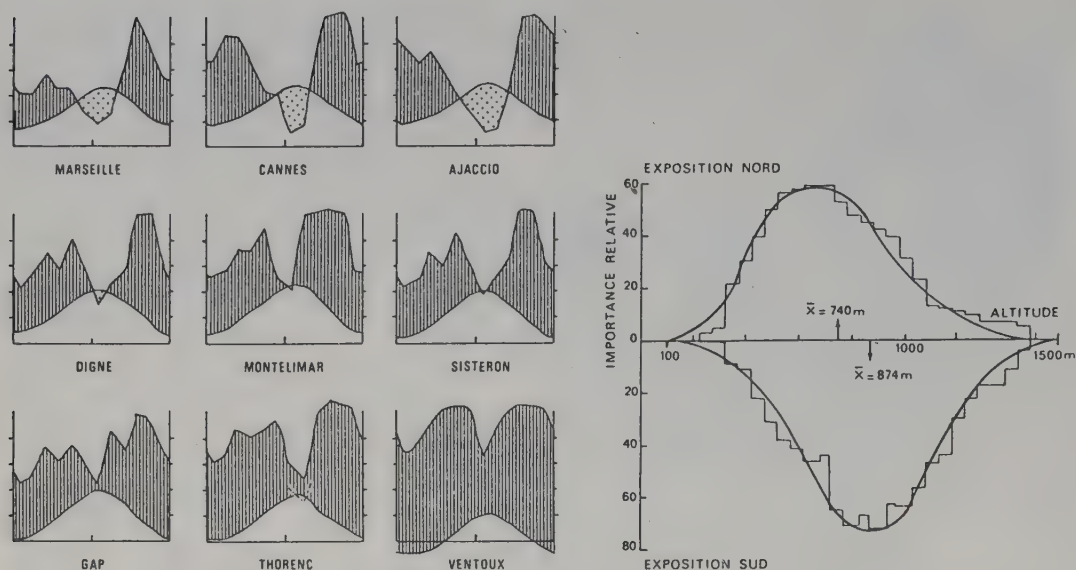


Fig. VI-8. Ecologie de la série supraméditerranéenne occidentale du Chêne pubescent. A gauche, diagrammes climatiques (d'après Ozenda, 1970) de quelques stations du Sud-Est de la France. Les conventions sont celles de l'Atlas de Walter et Lieth et ne sont pas répétées ici. A la ligne supérieure, trois stations à climat méditerranéen franc comportant une plage de sécheresse estivale. Sur la ligne moyenne, trois stations situées sensiblement sur la limite entre les étages méditerranéen et supraméditerranéen : la plage de sécheresse disparaît lorsqu'on franchit cette limite. A la ligne inférieure deux stations : Gap et Thorenc, situées nettement dans la Chênaie pubescente supraméditerranéenne : la plage de sécheresse n'existe pas, mais le creux estival de précipitations, caractéristique du régime méditerranéen au sens large se maintient ; il est encore observable en altitude dans le Subalpin du Ventoux. A droite, étude statistique de la répartition en altitude de la série (d'après Rey, 1974). Ce graphique se rapporte aux Pyrénées orientales ; comme elles sont situées plus au Sud, les altitudes sont plus élevées, de 150 mètres environ, qu'en Haute-Provence.

Moins thermophile que le Chêne, le Pin sylvestre est peu abondant dans la partie inférieure de la série, généralement localisé sur les ubacs dans les niveaux moyens, et franchement dominant par contre à toutes expositions à la partie supérieure de la série. Plus xérophile, il augmente d'Ouest en Est, les Chênaies pures étant surtout localisées dans les massifs préalpins les plus externes ; toutefois la distinction d'un secteur préalpin externe à Chêne et d'un secteur préalpin interne à Pin, avancée par certains auteurs, paraît purement physionomique et sans aucun fondement. S'accommodant de tous les sols, le Pin colonise seul les plus mauvais : marnes marécageuses du bassin de Rosans (Baronnies), crêtes rocailleuses calcaires un peu partout. Mais cette rusticité du Pin n'explique pas tout

et il faut certainement tenir compte de l'intervention humaine marquée par des différences dans l'exploitation du terrain.

Un cortège arbustif assez important accompagne en sous-bois les deux arbres : essentiellement *Buxus sempervirens*, si abondant et si caractéristique qu'il a fait donner au groupement climatique le nom de *Buxo-Quercetum* ; également *Corylus avellana*, *Sorbus aria*, *S. torminalis*, *Acer opalus*, *A. campestre*, *A. monspessulanus*, *Evonymus latifolius*, *Genista cinerea*, *Juniperus communis*.

Pour la description phytosociologique, on se reportera aux travaux suivants :

— pour le faciès Chênaie : Association-climax du Chêne pubescent et du Buis, Bannes-Puygiron, 1933, p. 27-33 ; *Querceto-Buxetum*, sous-

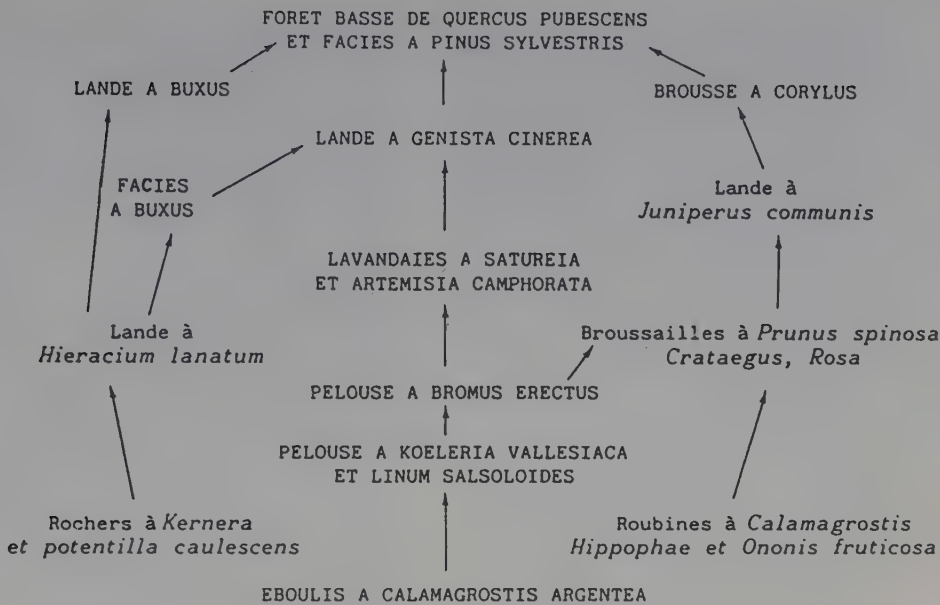


Fig. VI-9. Dynamisme de la série supraméditerranéenne occidentale du Chêne pubescent. En majuscules, les groupements les plus importants (d'après Ozenda, 1966).

association *Cotinetosum* et s.ass. *Coryleto-Buxetosum*, Braun-Blanquet et coll., 1951, p. 247-254 ; *Querceto-Buxetum* et Buxaie, Molinier, 1963, p. 14-16 ; *Buxo-Quercetum pubescentis*, Barbero et al., 1971, tabl. VI ;

— pour le faciès Pinède, *Pinetum sylvestris*, Molinier, 1963, p. 16-18.

2. Les groupements arbustifs (fig. VI-10, 2 et 3)

Ils forment un complexe physiognomique dominé par *Buxus sempervirens*, *Genista cinerea* et *Lavandula vera*, à l'intérieur duquel on pourrait localement séparer des associations distinctes, mais qui constitue en fait un vaste ensemble que nous désignerons collectivement sous le nom de Lavandaie à Genêt cendré et à Buis. D'une manière générale, le Buis domine sur les sols rocheux et le Genêt sur les marno-calcaires et les marnes. La Lavande est abondante partout, domine aussi dans les stades herbacés de la série, et s'élève en altitude dans les pelouses de l'étage montagnard.

À côté de ces trois dominantes, le groupement contient fréquemment :

— des espèces banales des groupements collinéens secs : *Juniperus communis*, *Prunus spinosa*, divers *Rosa* et *Crataegus*, *Astragalus monspessulanus* et *Helleborus foetidus* ;

— des remontées méditerranéennes : *Thymus vulgaris*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Carex halleriana* ;

— des espèces qui ont leur optimum dans les pelouses du stade de dégradation ultérieur : *Koeleria vallesiana*, *Festuca duriuscula*, *Avena bromoides*, *Onobrychis saxatilis*, *Coronilla minima*, *Trinia glauca* ;

— des espèces qui ne paraissent pas couvrir toute l'aire du groupement et qui sont peut-être des différentielles de races géographiques à l'intérieur de celui-ci : *Satureja montana* (Alpes maritimes, Plans de Provence, Lubéron), *Artemisia alba* (= *A. camphorata*) dans la partie Est et pénétrant quelque peu dans la série interne, *Teucrium polium* dans l'Ouest (Lubéron, Baronnies).

3. Les groupements herbacés

On peut y distinguer plusieurs échelons d'appauvrissement croissant : à *Brachypodium pinnatum* ; à *Bromus erectus* ; à *Festuca glauca* et *Koeleria vallesiana* ; à *Anthyllis montana* et *Ononis striata*, sur sols superficiels (*Lavandula-Astragalum*, Molinier, 1934 ; *Festuco-Koelerietum*, Molinier, 1967 ; *Brachypodio-Bupleuretum*, Barbero et Loisel, 1971 ; *Anthyllido-Ononidetum*, Barbero et al., 1972). Les groupements de ce type (*Festuco-Brometea*) sont relativement bien connus.

4. Les groupements à déterminisme édaphique

— Groupements rupicoles (fig. VI-10, 4)

Ce sont presque toujours des faciès rocheux de Buxaie basse et très ouverte d'une extrême pauvreté floristique, parfois une association à *Hieracium lanatum* intermédiaire entre la Buxaie et la pelouse. Dans les niveaux inférieurs de la série, ces groupements rupicoles sont infiltrés de *Juniperus phoenicea*. D'intéressants groupements de fentes de lapiaz ont été observés dans les Préalpes de Grasse.

— Groupements d'éboulis

L'association à *Calamagrostis argentea* (= *Stipa calamagrostis* = *Achnatherum*) ou *Calamagrostidetum* est l'une de celles qui présentent la plus grande extension tant sur le plan géographique qu'écologique. Sa présence dans la série considérée ici correspond seulement à un fragment d'une aire beaucoup plus vaste dans laquelle elle montre une composition remarquablement constante. On peut prendre pour type la description qu'en donne Braun-Blanquet (*Calamagrostido-Centranthetum angustifolii*, 1961) pour les vallées intra-alpines mais qui s'applique aussi parfaitement aux Alpes externes : Haute-Provence, Alpes maritimes, Diois, Dévoluy, Chartreuse, Savoie. Cette association reste en outre à peu près constante à travers tous les éboulis calcaires de l'étage montagnard et jusqu'à la base du subalpin (faciès à *Festuca dimorpha* dans la Tinée, Lacoste). Elle a été décrite sous une forme à peine différente dans

le Jura du Sud (*Erisymo-Centranthetum*, Quantin, 1935), dans les Causses et les Cévennes où elle surmonte une association méditerranéenne à *Centranthus leucoqui*, dans les Pyrénées-orientales (Braun-Blanquet), les Alpes ligures (faciès à *Teucrium lucidum*, Ozerda, 1954) et atteint probablement l'Apennin central et les Alpes sud-orientales.

L'association présente de nombreux passages vers les groupements de graviers torrentiels (dont *Epilobium rosmarinifolium* est un des principaux constituants) et vers des faciès rupicoles où s'observe *Laserpitium gallicum*.

Aux groupements pionniers il faut rattacher la très caractéristique végétation des roubines. Le terme de "roubines" désigne dans les Alpes du Sud des espaces ravinés presque dépourvus de végétation, formés à partir des dépôts friables : marnes, terrasses fluvio-glaciaires. Les plus connues sont les "terres noires" résultant de l'érosion des marnes noires du Callovo-Oxfordien et dont l'aspect particulier a donné lieu à la dénomination expressive de "dos d'éléphant". Cette curieuse formation s'étend depuis le Sud de la Drôme jusqu'à la haute vallée du Var.

La végétation y est toujours très diffuse, avec un degré de recouvrement de l'ordre de 1 % ou même moins ; les arbres sont totalement absents (parfois quelques Pins sylvestres dans les parties les plus consolidées) ; les espèces les plus caractéristiques sont *Ononis fruticosa* (d'ailleurs souvent planté pour tenir le terrain), *O. natrix*, et les buissons d'*Hippophae rhamnoides* parfois accompagné de quelques Genévriers communs. On y retrouve aussi une partie des espèces d'éboulis, surtout *Calamagrostis argentea*, *Laserpitium gallicum* et *Hieracium sticticifolium*. Les parties à faible déclivité peuvent être colonisées par les groupements de pelouses maigres, notamment à *Linum salsoloides* et à *Aphyllantes* (Le Brun, 1950).

c) Subdivision en deux sous-séries

La série supraméditerranéenne du Chêne pubescent couvre une surface considérable qui en fait, nous l'avons vu, l'une des plus vastes parmi les séries de l'espace alpin. Aussi a-t-il paru nécessaire de la subdiviser en deux niveaux, dont l'inférieur est caractérisé par un cortège d'espèces différentielles, et qui ont chacun une valeur incontestable de sous-séries :

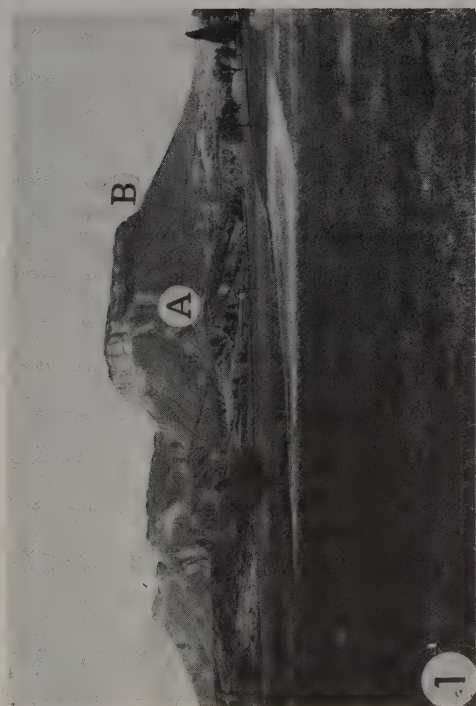


Fig. VI-10. Etage supraméditerranéen: série occidentale du Chêne pubescent. 1, Chênaie climacique (A) sur des pentes d'exposition sud, dans la région de Vitrolles (Hautes-Alpes); en ubac, la Hêtraie (B) remplace la Chênaie à sa partie supérieure; 2 et 3, lande à Genêt cendré, provenant de la dégradation de la Chênaie pubescente; les deux vues sont prises à proximité du Col de la Baume, au nord de Castellane. B, Buis; G, Genêt cendré; S, pin sylvestre; 4, dégradation extrême: Buxaie très ouverte à sol presque nu (Les Dourbes, près de Digne).

— une sous-série supérieure (en noir sur la figure VI-7) occupant la majeure partie de la surface, que l'on peut considérer comme la forme normale et typique de la série, et qui correspond à la description donnée ci-dessus ;

— une sous-série inférieure (en grisé sur la figure VI-7), infiltrée d'espèces transgressives de l'étage mésoméditerranéen. Cette sous-série est un niveau de transition plus thermophile que la sous-série normale, mais présente le même dynamisme général que celle-ci.

Les espèces thermophiles différentielles varient d'une région à l'autre, mais elles sont assez nombreuses et assez abondantes pour pouvoir servir à une délimitation cartographique précise de la sous-série inférieure. Ce sont en particulier : *Cotinus coggygria*, *Spartium junceum*, *Cephalaria leucantha*, *Juniperus oxycedrus*, *Rhamnus alaternus*, *Osyris alba*, *Euphorbia characias*, *E. serrata*, *Campanula medium*, et dans les stations rocheuses *Juniperus phoenicea* et même *Quercus ilex*. La sous-série inférieure ne contient que peu ou pas de Pin sylvestre ; en revanche, elle comprend à peu près partout des vignes dont la présence est, elle aussi, un réactif cartographique précieux.

Quercus ilex forme souvent des peuplements rupicoles dont la composition n'a plus rien à voir avec le *Quercetum ilicis* mésoméditerranéen mais rappelle encore, en très appauvrie, la série du Genévrier de Phénicie. Le Chêne vert s'infiltré dans tout le Valentinois, et remonte même assez loin sur les deux rives du Rhône, car des placages étendus s'observent encore entre Saint-Péray et Valence, sur le rebord du Massif Central. Cette formation est probablement voisine de ce que Gaussen a nommé dans les Pyrénées orientales "Série propéméditerranéenne du chêne vert".

D'autres espèces comme *Cotinus coggygria* remontent beaucoup plus au Nord, jusqu'en Savoie ; elles permettent de définir, comme nous le verrons plus loin, un niveau inférieur thermophile dans les séries septentrionale et orientale du Chêne pubescent.

Pour l'étude plus détaillée de cette sous-série, se reporter à Ozenda, 1966 et 1981. On pourra consulter également la monographie de la végétation du Valentinois méridional par Bannes-Puygiron (1933), les travaux de Molinier dans le Lubéron (1963) et la Sainte-Baume (1958), ceux de Bonin et al. (1983) dans la Sainte-Baume. Une partie des groupements décrits par ces auteurs se rattache en effet à la sous-série inférieure.

d) Impact humain

L'occupation humaine sur le territoire proprement dit de la série (c'est-à-dire en exceptant les zones alluviales des principales vallées) est inférieure à 5 habitants au km² et n'a probablement jamais été très supérieure. La série recouvre en général des terrains accidentés et rocaillieux peu propres aux cultures ; celles-ci n'occupent qu'un espace modeste et se trouvent surtout dans le niveau inférieur. Outre les vignes, les cultures de "lavandin" (lavandes hybrides) sont très caractéristiques. Depuis une vingtaine d'années, d'importantes cultures fruitières ont colonisé les fonds de vallées, celle de la Durance notamment, mais ont peu mordu sur les pentes et restent donc en fait extérieures à la série.

La région a été autrefois le siège d'une intense érosion torrentielle, combattue depuis le milieu du 19^e siècle grâce à un important effort de reboisement, utilisant surtout le Pin noir d'Autriche, accessoirement le Cèdre et d'autres conifères exotiques (voir plus haut chap. V).

2 — GÉNÉRALISATION : LE COMPLEXE DES CHÊNAIES PUBESCENTES

La série qui vient d'être décrite, et qui représente la presque totalité de l'étage collinéen de Haute-Provence, n'est qu'un cas particulier d'une formation beaucoup plus vaste qui appartient au grand complexe de forêts caducifoliées thermophiles du Sud de l'Europe. L'espèce arborescente dominante, en France et en Europe centrale, est le Chêne pubescent ; il est accompagné, dans la partie septentrionale de son aire, par *Quercus*

petraea, dans la partie sud-orientale par *Qu. cerris* et *Ostrya carpinifolia*, dans l'extrême Sud par d'autres *Quercus* ; dans la péninsule ibérique (sauf en Catalogne) il est remplacé par *Qu. faginea*. Le cortège floristique comprend de nombreuses espèces d'affinités méditerranéennes, parmi lesquelles un contingent important de Labiées (*Lavandula*, *Thymus*, *Satureja*).

Cette végétation est traditionnellement appelée subméditerranéenne. A ce terme, nous avons proposé (1975) de substituer celui de supraméditerranéen, l'étage en question étant, en altitude comme en latitude, au-dessus et non au-dessous du Méditerranéen, et le mot Subméditerranéen ayant été pris déjà dans plusieurs sens différents.

Dans le système phytosociologique, l'unité de cette végétation thermophile a été tôt reconnue et elle a formé un ordre des *Quercetalia pubescentis* (Braun-Blanquet, 1931) ; mais comme elle a été étudiée d'abord dans le Nord de son aire, où elle est associée à *Qu. petraea* et représentée par des groupements appauvris et localisés, le nom de *Quercetalia pubescenti-petraeae* (Tüxen, 1931) a prévalu. Dans une étude plus générale et axée sur la partie principale de l'aire de cet ensemble, Jakucs (1961) a limité cet ordre aux groupements situés au Nord des Alpes (*Quercion petraeae*) ou dans la région ukrainienne (*Aceri tatarico-Quercion*) et a créé, pour la partie thermophile proprement dite constituée par les vraies Chênaies à *Quercus pubescens*, un ordre nouveau des *Ormo-*

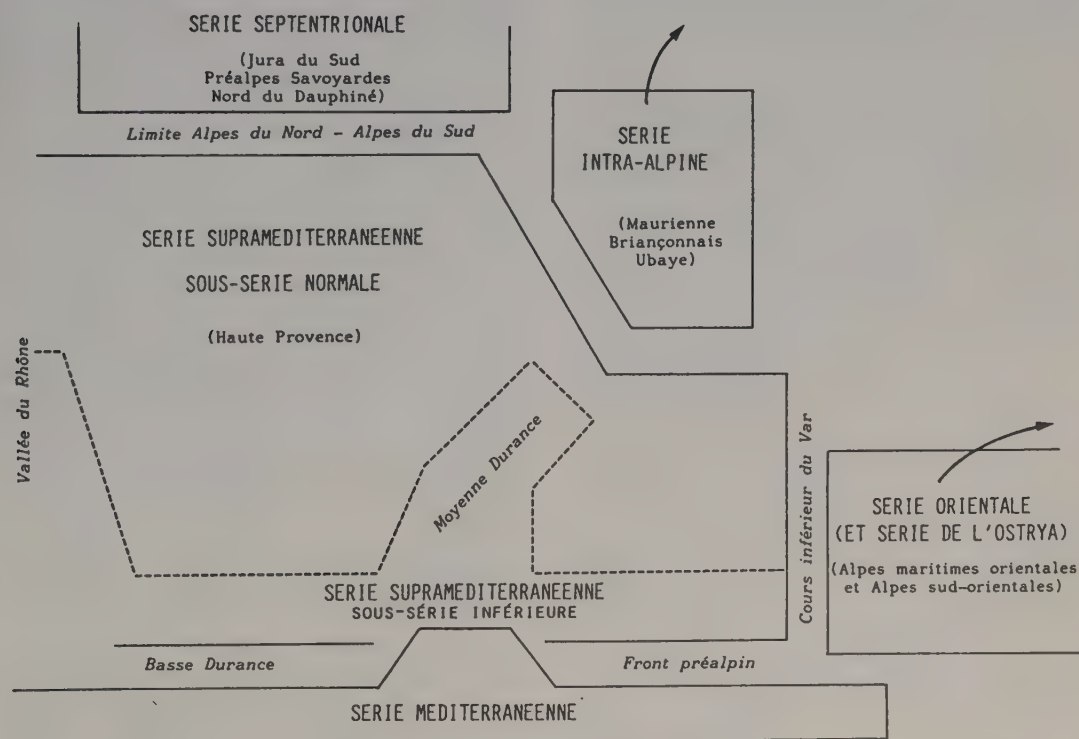


Fig. VI-11. Répartition géographique schématique des différentes séries du Chêne pubescent dans les Alpes du sud; voir aussi fig. VI-1 (d'après Ozenda, 1970).

Fig. VI-17. Répartition de l'*Ostrya* dans les Alpes maritimes françaises et italiennes. Partie occidentale d'après Dugelay (1948), partie orientale d'après la feuille "Nice" de la Carte de la végétation de la France (Ozenda, 1961). Les taches noires figurent l'extension réelle des *Ostrya*ies, pures ou mixtes.

Cotinetalia, dans lequel se succèdent, d'Ouest en Est, six alliances dont deux nous intéressent ici : le *Buxo-Quercion* (de l'Espagne à l'Apennin, incluant une partie des Chênaies ibériques à *Qu. valentina*) et l'*Ostryo-Carpinion* (Nord de l'Italie et de la Yougoslavie).

Les travaux effectués à l'occasion du levé de la Carte de la Végétation dans les Alpes occidentales (au sens large, du Jura aux Alpes ligures) ont montré que le complexe de leurs chênaies à *Quercus pubescens*, auparavant attribué à un climax unique du "*Quercetum pubescentis*", s'y décompose en réalité en cinq séries (fig. VI-11) :

- la plus étendue reste la série supraméditerranéenne de Haute-Provence, décrite dans les pages précédentes ;

- vers le Sud, en Moyenne et Basse-Provence, elle fait place à une chênaie pubescente mésoméditerranéenne, qui a été décrite plus haut ;

- vers le Nord, la Chênaie pubescente se poursuit en s'appauvrissant graduellement, en direction du Sud du Bassin Parisien et des régions rhénanes ; mais avant de se réduire à la forme vestigiale habituellement décrite au Nord des Alpes, elle constitue, dans les Préalpes nord-occidentales et le Jura, une végétation privée certes de ses constituants méridionaux, mais encore assez puissante et homogène pour constituer l'importante série que nous nommons delphino-jurassienne ;

- vers l'Est, la Chênaie pubescente haut-provençale remonte une partie des vallées alpines, mais là-aussi, sous une forme continentale appauvrie que nous avons distinguée sous le nom de Série intra-alpine du Chêne pubescent ; elle est surtout localisée aux Alpes sud-occidentales, mais on en retrouve des fragments jusque dans le Bas-Valais au Nord et le bassin moyen de l'Adige à l'Est ;

- au Sud-Est, elle perd une partie de ses éléments ibéro-provençaux et s'enrichit, au contraire, en espèces orientales, de sorte que sa composition en est suffisamment altérée pour justifier la séparation d'une

série orientale du Chêne pubescent. Celle-ci s'intrique avec une autre série, de caractère franchement illyrique, la Série du Charme-Houblon (*Ostrya carpinifolia*). Ces deux dernières séries forment une végétation particulière, déjà présente à l'Ouest dans les Alpes maritimes ; de sorte que le schéma de Jakucs doit être modifié dans les Alpes occidentales, la limite entre le *Buxo-Quercion* et l'*Ostryo-Carpinion* se situant en réalité sensiblement sur le méridien de Nice ou même un peu à l'Ouest (voir fig. VI-17, et Ozenda, 1966).

Si nous passons maintenant du cadre des Alpes à celui de l'Europe occidentale, nous pouvons tenter de raccorder les séries mentionnées ci-dessus avec les autres chênaies thermophiles.

La chênaie supraméditerranéenne proprement dite, à *Buxus* et *Labiées*, se prolonge vers l'Ouest à travers le rebord méridional du Massif Central français, jusqu'en Aquitaine et à la Charente où elle présente des formes appauvries mais encore des stations à *Quercus ilex* ; elle atteint les Pyrénées et le Nord-Est de l'Espagne.

D'une manière symétrique, la chênaie orientale des Alpes maritimes n'est que l'extrémité d'une aire très vaste qui s'étend à travers les Préalpes sud-orientales, au moins jusqu'aux régions gardésane et vicentine où elle présente elle aussi un niveau thermophile inférieur à *Quercus ilex*, cultures d'olivier et autres infiltrations méditerranéennes. Elle occupe aussi des surfaces importantes dans l'Apennin septentrional. Elle est remplacée progressivement par les chênaies à *Quercus cerris* et présente de nombreuses formes de transition avec ces dernières dans l'Apennin central ou dans les régions panoniques (*Potentillo albae-Quercetum*, *Lithospermo-Qu.*, *Corno-Qu.*, *Cotino-Qu.*).

La Chênaie à Buis de type delphino-jurassien disparaît dans le Jura central et les Préalpes suisses, mais elle est relayée plus au Nord et à l'Est par des groupements à *Quercus pubescens* de caractère moins thermophile et de composition appauvrie que l'on observe jusque dans le Sud du Bassin parisien, les régions rhénanes et le Sud de l'Allemagne (*Coronillo-Quercetum*).

3 — SÉRIE SEPTENTRIONALE DE *QUERCUS PUBESCENS*

a) Répartition et écologie

Cette série remplace la précédente dans les Alpes nord-occidentales, où elle occupe les adrets calcaires du pourtour du Vercors, de la Chartreuse, des Bauges, ainsi que dans le rebord Sud du Jura. Elle est toujours calcicole ; développée généralement, en raison de l'orientation dominante des vallées et des cluses, en exposition sud-est ou sud-ouest, elle forme des ourlets (fig. VI-12) sur le bord méridional des massifs et des chaînons, entre le fond des vallées (200 à 300 m.) et une limite supérieure qui varie suivant l'exposition entre 500 et 800 m., exceptionnellement 1.000 m. sur quelques adrets rocheux.

C'est ici sa forme principale, et pour cette raison nous l'avons aussi désignée sous le nom de "Série delphino-jurassienne" (Ozenda, 1966 et 1982). Mais elle se poursuit vers le nord, en s'appauvrissant progressivement en espèces thermophiles, à partir de la Haute-Savoie et des Préalpes suisses (*Coronillo-Quercetum* et une partie de la ceinture du Chêne pubescent de Schmid), vers la vallée du Rhin et vers le sud-ouest de l'Allemagne (*Querco-Lithospermetum*, *Clematido-Quercetum*, *wärmeliebende Kiefern- und Eichenmischwälder* de Seibert), parfois avec intrusions d'espèces continentales et faisant alors transition avec les Chênaies centro-européennes (*Potentillo-Quercetum*).

Par contre les groupements à Buis du Bas-Chablais, au voisinage de la rive sud du lac Léman, sont plus hygrophiles, n'appartiennent pas au *Buxo-Quercetum* (Durin, 1962) et doivent être rattachés à la série des Chênaies à Charme.

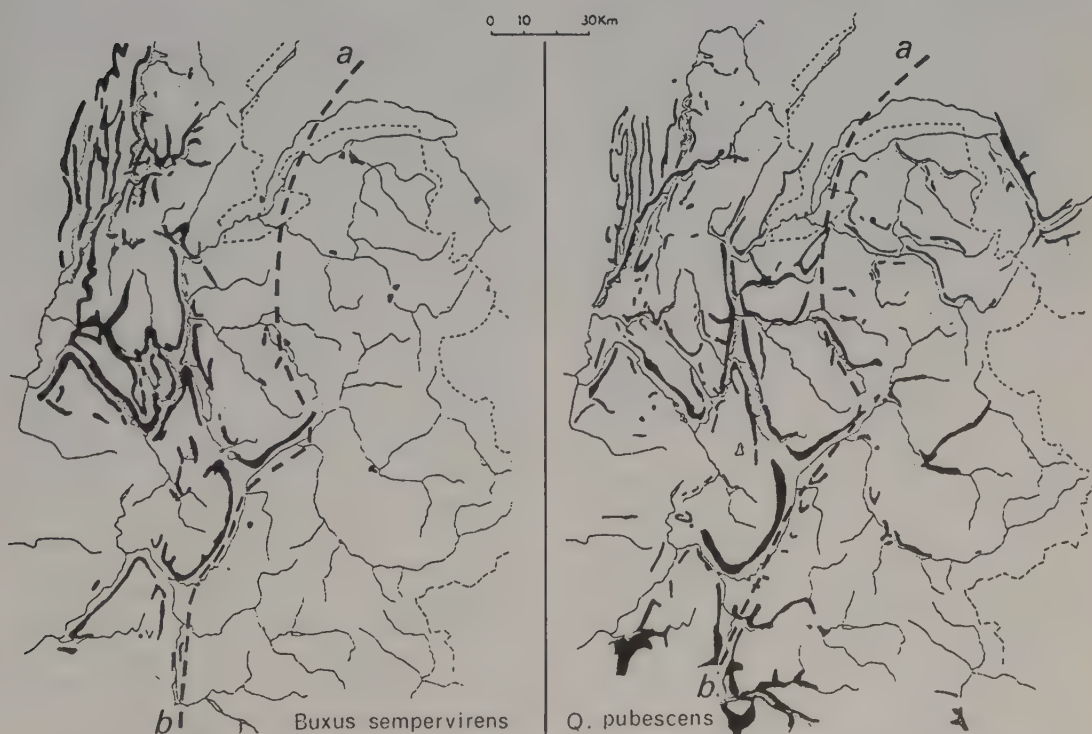


Fig.VI-12. Aire de répartition du Buis et du Chêne pubescent dans les Alpes nord-occidentales et le Jura du sud.

L'aire du Buis définit bien celle de la Série septentrionale du Chêne pubescent (limitée à l'est par la ligne pointillée ab); par contre l'aire du Chêne pénètre plus à l'est, dans la zone des Alpes intermédiaires, où elle correspond alors à la série suivante (Série intra-alpine du Chêne pubescent).

La température moyenne annuelle est comprise entre 9° et 11,5° environ, les précipitations entre 900 et 1.200 mm avec absence de période sèche estivale marquée. Les sols varient suivant la roche-mère. Sur calcaires massifs, la lente décomposition des litières coriaces de Chêne et de Buis édifie un sol humifère lithocalcique (Richard, 1971) ; sur calcaires friables ou éboulis fins fixés qui en dérivent, ce sont des rendzines à mull ou brunifiées (Gensac, 1977) ; sur calcschistes, des sols bruns superficiels légèrement acides. Les profils et la granulométrie des sols de pelouse ont été décrits par Richard et Pautou, 1983.

b) Composition et dynamisme

La série se rapproche de la précédente par l'abondance du Buis, par l'infiltration d'espèces méridionales et par un dynamisme très parallèle ; mais des constituants très importants de la série supraméditerranéenne font ici totalement défaut (sauf en quelques rares stations) : *Genista cinerea* et les Labiées les plus caractéristiques, *Lavandula vera*, *Thymus vulgaris*, *Satureja montana*. Le climax est une chênaie basse et clairsemée, de physionomie médiocre rappelant les blaches supraméditerranéennes de la série précédente, mais de composition floristique assez riche (tableaux in Ozenda et coll., 1964 – Richard, 1971). A noter l'abondance des espèces thermophiles de la strate arbustive : *Buxus sempervirens*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus sanguinea*, *Acer opalus*, *A. campestre*, *A. monspessulanus*, *Prunus mahaleb*, *Amelanchier ovalis*, *Lonicera etrusca*, *Colutea arborescens*, *Coronilla emerus*.

Les groupements frutescents sont dominés par le Buis sur les sols les plus rocheux, et plus généralement par *Juniperus communis*, *Prunus spinosa*, *Rosa sp. plur.* (faciès de dégradation d'ailleurs communs à plusieurs séries collinéennes).

Les pelouses varient, suivant les stations, du type *Xerobrometum* au type *Mesobrometum*. *Festuca duriuscula*, *Carex halleriana*, *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum*, *Bupleurum falcatum*, sont des différentielles

du premier type, le plus répandu. *Genista pilosa*, *Astragalus monspessulanus* sont partout. La richesse en Orchidées est notable.

De nombreuses descriptions se trouvent dans les notices des cartes contenues dans les Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes et les Documents de Cartographie Écologique (Université de Grenoble) ; se reporter à Richard et Pautou, 1983. L'ensemble des groupements a été aussi beaucoup étudié dans le Jura ; voir plus loin, chapitre X.

c) Subdivision et faciès

1. La Chênaie thermophile

Comme dans la série précédente, on peut distinguer deux niveaux altitudinaux ayant valeur de sous-séries et qui parfois s'observent très bien sur le terrain, par exemple à la base des falaises du rebord sud-est de la Chartreuse, entre Grenoble et la cluse de Chambéry : un niveau inférieur à espèces thermophiles et Vignes et un niveau supérieur moins thermophile et à Pin sylvestre, ces deux horizons étant séparés sensiblement par la cote 500.

C'est dans le niveau inférieur que sont localisées, sur des escarpements calcaires bien orientés, les "colonies méridionales" où ont été trouvées des dizaines d'espèces subméditerranéennes. Certaines stations des environs de Grenoble sont classiquement connues (rochers de la Bastille, de Comboire, de Rochefort) depuis l'étude générale qui en a été faite par Vidal et Offner (1905). La question a été reprise et discutée dans le cadre général des Chênaies pubescentes par Gobert et coll. (1963), Tonnel et Ozenda (1964), Clerc (1964). Dans la région de Montmélian, des peuplements d'*Aphyllantes monspeliensis* tiennent une place importante (Richard, 1971). Un peu partout, ce niveau thermophile est repérable à l'automne par les teintes pourprées de *Cotinus coggygria* et de *Cornus sanguinea*. *Juniperus thurifera* y trouve ses refuges les plus septentrionaux (fig. VI-13 et VI-15).

Ces colonies de plantes thermophiles ne doivent pas être confondues avec la présence, assez banale dans la série, d'espèces "latéméditerranéennes" comme *Acer monspessulanus*, *Ligustrum vulgare*,

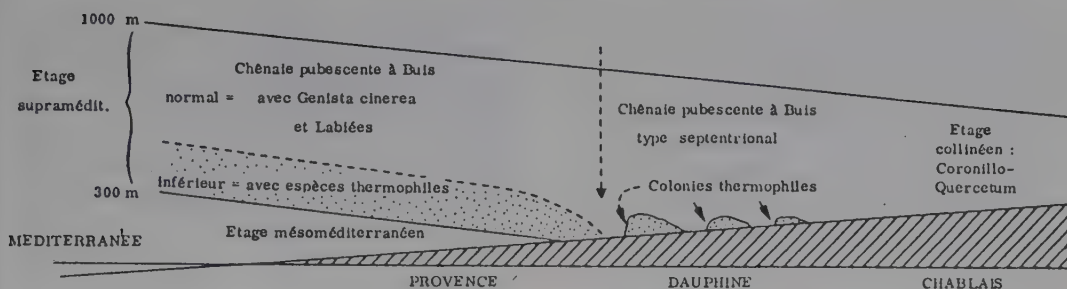


Fig. VI-13. Distribution altitudinale schématique des deux sous-étages supraméditerranéens dans une coupe nord-sud des Alpes occidentales.

Amelanchier ovalis, *Colutea arborescens*, qui s'avancent encore plus au nord dans les formes très appauvries de la "Chênaie pubescente septentrionale".

2. Faciès de transition vers la Chênaie à Charme

Il apparaît en exposition sud mais lorsque la roche n'est pas franchement calcaire (calcschistes, molasses, terrasses, dépôts morainiques). La strate arbustive conserve en commun avec la Chênaie pubescente typique *Acer opalus*, *Juniperus communis*, *Coronilla emerus*, mais perd une partie de ses espèces thermophiles. La strate herbacée est encore, dans les parties clainiérées, riche en xérophiles, mais ici également les espèces les plus thermophiles disparaissent tandis que se développent des mésophiles comme *Brachypodium pinnatum*, *Euphorbia amygdaloides*. Sur les parcelles abandonnées les taillis de Robinier sont fréquents.

3. Faciès de transition vers la Hêtraie sèche

Il se développe à la limite supérieure de la série, en exposition sud vers 800-1.000 m., et constitue un passage progressif vers les parties les plus sèches de la Hêtraie à *Sesleria*.

4. Groupements spécialisés

4a Le Pin sylvestre, qui forme un climax associé ou un paraclimax dans une grande partie de la Chênaie supraméditerranéenne, est par contre beaucoup plus localisé ici,

mais il peut constituer des îlots importants dans le nord du Dauphiné (plus rarement en Savoie) et surtout dans le niveau supérieur de la série.

4b Faciès à Molinie. Il recouvre le plus fréquemment des pentes d'adrets sur calcschistes ou marno-calcaires, portant des sols secs en surface mais humides en profondeur, en liaison avec des suintements et une texture limoneuse. *Molinia caerulea*, souvent dominante, *Carex glauca* et quelques acidophiles comme *Pteridium aquilinum* permettent une reconnaissance facile de ce faciès, qui comporte une proportion importante de mésophiles mais dont la composition reste toutefois bien distincte de celle des Chênaies à Charme.

4 — SÉRIE INTRA-ALPINE DE QUERCUS PUBESCENS

L'étage collinéen ne pénètre dans le domaine intra-alpin que dans la mesure où il est encore bien développé dans les Préalpes. Cette situation se présente essentiellement dans les Alpes sud-occidentales, bordées par une végétation supraméditerranéenne qui remonte assez haut à la faveur du bassin durancien, et dans une moindre mesure dans les Alpes orientales (Trentin) ou dans une partie des Alpes nord-occidentales (Val d'Aoste, Valais), mais non dans les Alpes nord-orientales où l'avant-pays au pied des Préalpes est déjà submontagnard (cf. fig. IV-3).

a) Dans la Haute-Durance (fig. VI-14)

C'est le cas le plus typique. Le nom du hameau des Vigneaux, situé à 1.080 m. d'altitude et à 10 km seulement en aval de Briançon, témoigne que la vigne a été poussée jadis jusqu'à ses extrêmes limites écologiques.

La végétation supraméditerranéenne, encore largement dominante dans la moyenne Durance et notamment dans les bassins de Gap et de Chorges, s'appauvrit à partir d'Embrun mais une partie de ses éléments pénètre assez loin en amont à la faveur de l'orientation de la vallée, ouverte ici vers le sud.

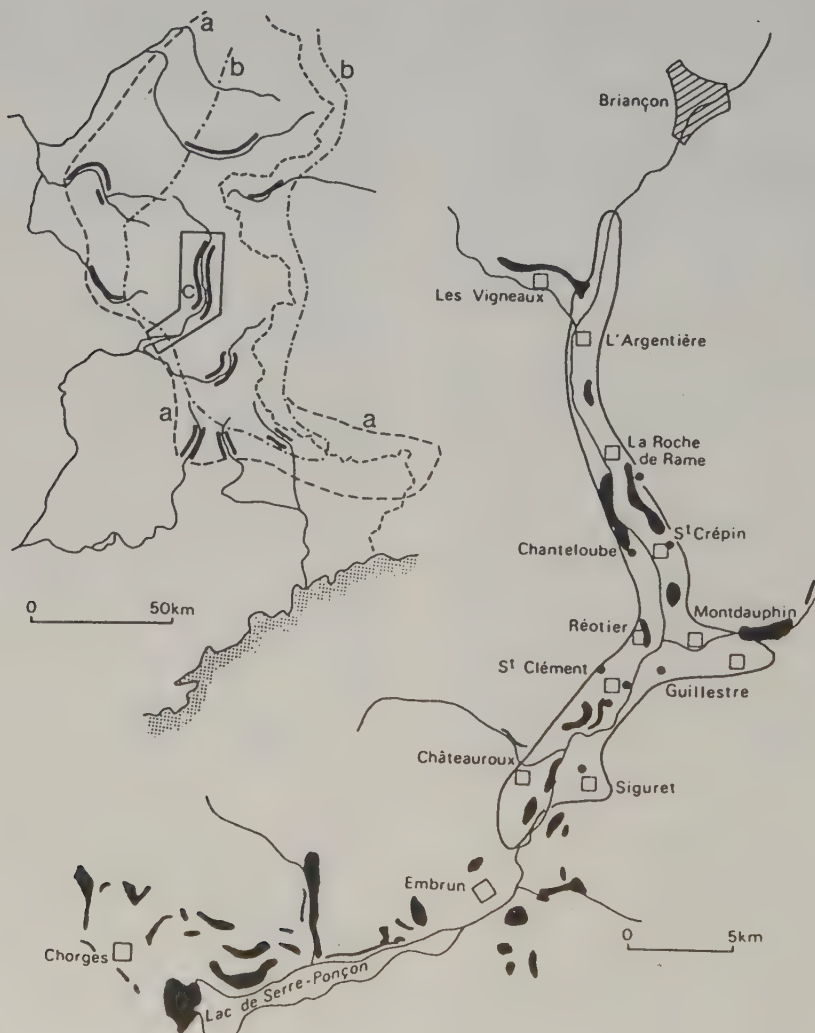


Fig. VI-14. La Série intra-alpine de *Quercus pubescens* dans les Alpes sud-occidentales.

A gauche, la répartition générale de la série, indiquée par des traits épais le long des vallées concernées; a, limite externe de l'ensemble des zones intermédiaires et interne; b, limite occidentale de la zone interne proprement dite dans les Alpes françaises; f, frontière franco-italienne; c, partie encadrée à droite (Haute-Durance).

A droite, la Série intra-alpine dans la Haute-Durance: les taches noires correspondent aux peuplements de *Quercus pubescens*, les carrés au *Lavanduleto-Artemisietum albae*.

Parmi les différents groupements décrits par Braun-Blanquet (1961) dans ce segment de la vallée, on relève précisément une Chênaie pubescente, à 700 m., rapportée à un *Querceto-Buxetum cotinetosum* mais dans laquelle ne figure ni Buis, ni Lavande, ni Genêt cendré ; l'ensemble des espèces des différentes strates apparente nettement ce groupement aux formes appauvries des deux séries précédentes. Deux autres associations, l'une sous-frutescente (*Lavanduleto-Artemisietum albae*, 18 relevés dont 14 entre 850 et 1.060 m.) et l'autre herbacée (*Koelerieto-Astragaletum vesicariae*, 46 relevés dont 31 entre 860 et 1.100 m.) se rattachent nettement à cette chênaie interne ; les autres groupements décrits par le même auteur sont communs à cette série et à l'étage montagnard sec (éboulis à *Achnatherum* et à *Centranthus angustifolius*) ou se rattachent entièrement au Montagnard et plus précisément à la série xérophile du Pin sylvestre.

b) Ailleurs dans les Alpes sud-occidentales

Dans l'Ubaye, la Chênaie interne a été décrite par Lavagne et Coll. (1965), qui signalent en outre sa dégradation, par places, en taillis d'*Acer opalus* ou de *Sorbus aria*. Le contact avec la série supraméditerranéenne se fait au niveau du village de Lauzet, où disparaissent d'ailleurs les derniers Buis.

Dans le Val de Suse (vallée de la Doire Ripaire), c'est à Exilles, 10 km environ en amont de Suse, que se situe l'entrée, assez nette ici, dans le secteur intra-alpin. Mais déjà dans le bassin de Suse Braun-Blanquet (1961) décrit une végétation qu'il rapporte au "*Quercion pubescenti-petraeae-Klimax*" et dont la composition rappelle celle des Chênaies pubescentes appauvries centre-européennes. Les espèces supraméditerranéennes y font complètement défaut, en revanche *Ephedra helvetica*, *Stipa capillata*, des Astragales confirment le caractère interne. Outre ces taillis de Chêne résiduels, le même auteur décrit des groupements herbacés xérophiles bien caractérisés : *Contorteto-Diplachnetum* et *Trinieto-Stipetum* entre

500 et 800 m. ; *Koelerieto-Helianthemetum apennini* entre 1.000 et 1.300 m. et d'ailleurs plus haut dans la vallée (Oulx, Salbertrand, Bardonnèche), à la lisière de l'étage montagnard. Les groupements de Chênaie décrits par Montacchini (1972) sont également à placer ici.

Dans d'autres vallées, le caractère continental n'est pas assez accusé pour déterminer davantage que des formes intermédiaires entre la série supraméditerranéenne externe et la série intra-alpine (Ozenda, 1966 et 1982).

Ainsi dans la Moyenne Maurienne, où l'entrée dans le domaine interne se situe près de Saint-Jean, des lambeaux de Chênaie pubescente s'avancent jusqu'à Saint-Michel, en adret et entre 600 et 1.000 m., mais la composition en est très pauvre. Des brousses de *Colutea arborescens*, *Acer monspessulanus*, *Prunus mahaleb*, et parfois quelques Chênes eux-mêmes, se retrouvent jusqu'à Modane (Bartoli, 1966). Braun-Blanquet (1961) a décrit de ces mêmes adrets des pelouses sèches à *Koeleria*, *Stipa*, *Onosma*, *Fumana*, *Onobrychis*, etc., formant, entre 550 et 900 m. d'altitude, le *Stipeto-Sedetum sediformis* et le *Brometo-Koelerietum vallesianae*.

Dans la Romanche, le Buis s'arrête à Séchilienne ; en amont, se reconnaît encore sur les adrets une série du Chêne pubescent très pauvre, mais avec abondance d'Érable de Montpellier ; la Lavande a été signalée ça et là. Dans le bassin de Bourg-d'Oisans, près de la station xérothermique décrite par Braun-Blanquet (1961, *Crupino-Stipetum capillatae*, 700 à 900 m.), un groupement à Chênes pubescents et Armoise camphrée appartient également à notre Série interne, en lisière inférieure du Montagnard sec.

Dans le Moyen Drac (Beaumont et nord du Dévoluy) et dans les têtes des vallées du Verdon, du Var et de la Tinée, ont été observés des groupements de composition inconstante qu'il faut plutôt considérer comme des échelons d'appauvrissement extrême de l'une ou l'autre des deux séries précédentes, suivant la situation géographique.

c) Dans les Alpes nord-occidentales

La série est presque inexistante sur le versant français (quelques traces en Tarentaise), mais bien développée en val d'Aoste et dans le Valais.

Dans le val d'Aoste, elle occupe le fond de la vallée dans la partie moyenne de

direction est-ouest, de part et d'autre de la ville d'Aoste, dans les conditions climatiques suivantes :

	Altitude (m.)	Précipita- tions (mm)	Angle de continen- talité
Saint-Marcel	550	500	48°
Aoste	580	570	46°
Aymaville	700	520	55°

Le territoire est essentiellement occupé par des vignes et des vergers qui peuvent atteindre 1.000 m. Les restes de Chênaies contiennent de nombreuses espèces subméditerranéennes : *Lonicera etrusca*, *Prunus mahaleb*, *Colutea arborescens*, *Limodorum abortivum*, *Stachys recta* (mais *Lavandula*, *Satureja*, *Thymus* manquent), à côté d'éléments plus continentaux : *Festuca vallesiaca*, *Campanula bononiensis*.

Une brousse à Noisetier, de composition très voisine, représente un stade de dégradation réversible. Des groupements plus ouverts ont été décrits par Braun-Blanquet (1961) à des altitudes allant de (400) 600-900 (1.200) m. : *Koelerieto-Onosmetum cinerascens*, *Meliceto-Kochietum prostratae*, *Thymetum angustanum*, *Echinopseto-Artemisietum*.

Dans le Valais, le talweg est à 400-500 m. environ sur une quarantaine de kilomètres entre Martigny et Sierre, et le fond en est relativement plat. La série de la Chênaie interne (*Campanulo trachelii-Quercetum pubescentis*, Wendelberger, 1979) y présente donc un développement plus important qu'en val d'Aoste, mais ici également elle est presque totalement remplacée par des vignes et des cultures. Une particularité est la présence de peuplements de Pin sylvestre dans ce collinéen interne ; on peut les interpréter comme une pinède de substitution, ou une association spécialisée de sol graveleux, ou peut-être comme une sous-série autonome ; ils diffèrent par leur composition authentiquement collinéenne de la série intra-alpine montagnarde du Pin sylvestre qui ne commence que plus haut en altitude.

d) Dans les Alpes orientales

Les formes que revêt la Chênaie pubescente interne dans les Alpes de l'Est seront étudiées plus loin, en annexe à la Série supra-méditerranéenne orientale de *Quercus pubescens*.

5 — PEUPLEMENTS DE *JUNIPERUS THURIFERA*

Cette espèce constitue l'une des principales originalités de la végétation des Alpes sud-occidentales. Elle est ici à la limite nord de son aire, dont la partie principale se trouve très loin au sud, dans les montagnes marocaines et ibériques (voir fig. II-7). En France, elle est connue d'une part des Pyrénées centrales (région de Saint-Béat), d'autre part d'un ensemble de stations disséminées à travers les Alpes du Sud et présentant d'ailleurs une nouvelle disjonction (fig. VI-15) : a) une bande prenant en écharpe le nord des Alpes du Sud, du Diois au moyen Verdon, avec une pointe dans la Haute-Durance et des stations récemment découvertes dans la Haute Tinée ; b) une zone plus réduite dans la vallée de l'Isère, immédiatement en aval et en amont de Grenoble. Toutes les stations se trouvent sur calcaire, bien exposées ; la répartition altitudinale se place entre 900 et 1.200 m. (rarement jusqu'à 1.400) dans les Hautes-Alpes, les Alpes-de-Haute-Provence et le nord-ouest des Alpes maritimes, 700 à 800 m. dans la Drôme, 300 à 500 m. seulement dans l'Isère.

La découverte de cette espèce dans les Alpes remonte à deux siècles (Villars, 1786), mais on l'a longtemps prise pour une variété de Genévrier sabine. Sa présence dans les Alpes a donné lieu à de nombreuses discussions : il est admis qu'il s'agit d'une survivance d'une flore thermophile antéglaciaire, mais la manière dont elle s'est maintenue pendant les glaciations est controversée. Les stations de Haute-Provence sont situées en avant du front des anciens glaciers, mais celles de Haute-Durance et du Bassin grenoblois sont plus difficiles à expliquer : persistance dans des

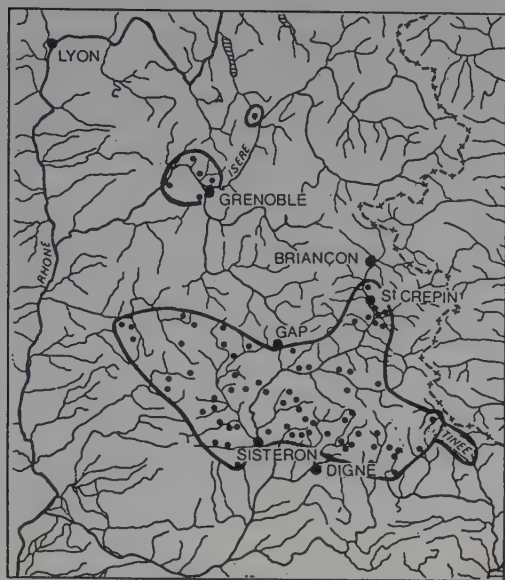


Fig. IV-15. Répartition de *Juniperus thurifera* dans les Alpes sud-occidentales. (Pour l'aire générale de l'espèce, voir plus haut fig. 11-7).

stations-refuges bien exposées, à proximité même des langues glaciaires (Humbert, 1950) ou recolonisation ultérieure à partir de l'avant-pays (Widmann, 1950).

La question de l'écologie du Genévrier thurifère dans les Alpes a été reprise par Archiloque et Borel (1965). Ces auteurs ont découvert ou confirmé un certain nombre de stations de l'espèce, dont le nombre

dépasse 70 et donnent une analyse phytosociologique basée sur les relevés effectués dans 25 stations et qui contiennent 144 espèces, ainsi qu'un spectre biologique à prédominance de Chamaephytes et de Thérophytes. Malgré l'intérêt de cette étude et la précision des données qu'elle contient, il ne paraît pas possible d'en adopter les conclusions relatives à l'existence d'une série autonome du Genévrier thurifère, pour des raisons déjà discutées par ailleurs (Ozenda, 1966) : faible surface des peuplements, liaison floristique étroite avec les Chênaies pubescentes, absence de dynamisme.

Il paraît au contraire logique de considérer ces peuplements de Genévrier thurifère comme des enclaves rupicoles (groupement spécialisé à déterminisme édaphique) présentes dans les trois séries occidentale, delphino-jurassinenne et intra-alpine du Chêne pubescent, mais surtout dans la première. Elles se trouvent dans les parties les plus thermophiles de ces séries, donc, sauf exception, dans leur niveau altitudinal inférieur, et sont entièrement constituées, le Genévrier mis à part, d'espèces normales de ces Chênaies pubescentes ; le mot de "survivance" ne peut s'appliquer qu'au Genévrier lui-même, et non au groupement auquel il se superpose.

L'intérêt certain qui s'attache à la conservation de cette espèce a amené la mise en réserve par le service national des Forêts de la principale station, celle de Saint-Crépin dans la Haute-Durance (fig. II-8).

C — L'étage supraméditerranéen de type oriental (ou type illyrique)

1 — SÉRIE DE *OSTRYA* *CARPINIFOLIA*

a) Aire générale de l'espèce (fig. VI-16)

L'aire européenne de l'*Ostrya* (l'espèce est présente aussi en Asie Mineure) couvre la presque totalité de l'Italie (tout l'Apennin ;

Sardaigne et Sicile, localisé), de la Yougoslavie, de l'Albanie et de la Grèce ; elle déborde sur le sud de l'Autriche, l'Ouest de la Bulgarie, la Thrace turque, le Sud-Est de la France (Alpes maritimes et Corse). Mais ce contour général rend mal compte de la densité réelle de l'espèce, dont le centre de gravité se situe essentiellement autour de la moitié Nord de l'Adriatique.



Fig.VI-16. Aire générale d'*Ostrya carpinifolia*. La partie hachurée, en haut à gauche, représente l'aire dans les Alpes maritimes et ligures (voir figure suivante).

En ce qui concerne la chaîne alpine, l'*Ostrya* présente une aire disjointe en deux parties : a) il est abondant sur tout le versant sud des Alpes orientales, du Lac Majeur à la Slovénie (Préalpes lombardes et vénitiennes, Tessin, Alpes carniques et juliennes, Karawanken), mais localisé ou sporadique plus au Nord (Tyrol, Styrie - cf. Huber, 1960) ; b) il fait défaut dans toutes les Alpes occidentales, sauf dans le Sud du Piémont (où il est rare) et les Alpes ligures et maritimes (où il joue un rôle important).

b) Une base de référence : les *Ostrya*es illyriques

Les *Ostrya*es et les groupements qui leur sont associés ont été jusqu'ici peu étudiés dans la chaîne alpine ; les mieux connus sont ceux qui se trouvent en position marginale, aux deux extrémités de l'arc alpin : Karawanken, Alpes maritimes. La masse principale des *Ostrya*es se trouvant dans la région adriatico-illyrique, où elles ont été beaucoup mieux étudiées, il est utile de rappeler tout d'abord leurs caractères et leurs subdivisions.

Du point de vue écologique, ces *Ostrya*es se trouvent dans les basses montagnes (équivalent de notre Supraméditerranéen) du rebord

sud des Alpes centrales et orientales, et des Dinarides. Du point de vue phytosociologique, l'*Ostrya* est lié à un cortège d'espèces dont *Fraxinus ornus* et *Cotinus coggygia*, cette liaison étant à l'origine des termes comme *Orneto-Ostryon*, *Orneto-Cotinetalia*, etc.

Le travail fondamental pour une comparaison avec les *Ostrya*es alpines paraît être celui de Horvat (1962) sur la Végétation des montagnes de la Croatie occidentale (dont les résultats se trouvent repris, étendus et intégrés parmi l'ensemble balkanique, dans "Vegetation Südosteuropas" de Horvat, Glavac et Ellenberg, 1974). On y trouve mention de trois niveaux à *Ostrya* qui paraissent correspondre assez bien à ceux que nous avons distingués dans les Alpes maritimes et ligures.

1) Le niveau principal est une formation supraméditerranéenne, dite du *Seslerio-Ostryetum*, développée de 400 à 900 m. au-dessous du *Fagion* montagnard. Le *Sesleria* est ici *S. autumnalis*. Dans la nomenclature phytosociologique, cette association se place dans l'ordre *Ostryo-Carpinion orientalis*, dont elle constitue la partie supérieure, et se divise en trois sous-associations qui sont, de bas en haut, *quercetosum pubescentis*, *quercetosum petraeae* et *sorbetosum*. Ces trois sous-associations présentent différents stades de dégradation à Paliure, Prunellier, à *Fraxinus ornus*. Ce groupement existe dans l'étage de basse montagne tout le long des côtes yougoslaves et albanaises, et se prolonge en Grèce par un *Ostryo-Carpinetum orientalis*, à peine différent par quelques remontées méditerranéennes (*Quercus ilex*, *Qu. coccifera*) mais où se retrouvent *Fraxinus ornus*, *Cotinus coggygia*, *Acer obtusatum* (sous-espèce de notre *A. opalus*), *Quercus pubescens* et tout un cortège supraméditerranéen typique, parfois aussi le Buis.

2) L'*Ostrya* descend ici, également, dans les niveaux inférieurs, où Horvat le signale dans un faciès à *Ostrya* du *Carpinetum orientalis croaticum* qui borde la côte. Sa présence dans l'association méditerranéenne *Orno-Quercetum ilicis*, qui plus au Sud apparaît au-dessous de la précédente, n'est pas explicitement indiquée mais elle est probable. Toutefois une comparaison de ces deux associations avec notre *Ostrya*ie méditerranéenne est hasardeuse en raison du caractère fragmentaire de cette dernière.

3) A l'opposé, l'*Ostrya* se mêle au Hêtre dans la base de l'étage montagnard en formant un *Ostryo-Fagion* dont la composition (cf. Horvat et coll., 1974) rappelle très étroitement, aux endémiques balkaniques près, l'*Ostrya*ie submontagnarde que nous avons décrite dans la vallée de la Roya, ou les *Ostrya*es à Hêtre de Ligurie occidentale.



Fig.VI-17. Répartition de l'*Ostrya* dans les Alpes maritimes françaises et italiennes. Partie occidentales d'après Dugelay (1943), partie orientale d'après la feuille "Nice" de la Carte de la Végétation de la France (Ozenda, 1961a). Les taches noires figurent l'extension réelle des *Ostryaies*, pures ou mixtes.

c) Les *Ostryaies* des Alpes maritimes et ligures

Dans les Alpes maritimes françaises, l'espèce (appelée ici "Charme-Houblon") est abondante dans la partie orientale, à l'exclusion toutefois des hautes vallées. Elle déborde légèrement le cours inférieur du Var vers l'Ouest, pénétrant quelque peu dans le Nord de la région d'Antibes. Dugelay (1948) en a donné une carte de répartition très précise, dont l'essentiel est reproduit dans la figure VI-17, et une statistique qui montre l'importance des surfaces occupées par cette espèce : 5.500 hectares (4 % de la surface boisée du département) dont un millier d'hectares de peuplements purs situés pour la plupart dans les vallées de la Roya et de la Bévéra. La répartition dans les Alpes ligures a été déterminée par Ozenda (1954 et 1962) ; il s'agit souvent de peuplements mixtes avec Châtaigniers, et les surfaces sont également très importantes.

La véritable *Ostryaie* se développe entre 300 et 900 mètres, sur calcaire et en exposition Nord de préférence. Mais l'*Ostrya* est très souple dans son écologie : il descend, à la faveur de vallons et de stations fraîches, jusqu'à proximité de la côte, remonte d'autre part dans la base de l'étage montagnard où il se même au Pin sylvestre ou au Noisetier, et peut coloniser des schistes, et même des grès en Ligurie. Pour plus de détails sur l'écologie, ainsi que sur la morphologie, la croissance et l'étude xylologique, on se reportera au travail de Dugelay.

L'abondance de cet arbre dans le secteur ligure (alors qu'il fait défaut dans toute l'Europe occidentale, sauf quelques stations en Corse) pose des problèmes phytogéographiques. On peut se demander s'il y possède sa propre association, ou bien s'il est seulement transgressif dans d'autres groupements dont il ne caractériserait qu'un faciès. Seule une étude détaillée, réalisée à l'occasion du levé

de la Carte de la Végétation à 1/200.000 (Ozenda, 1954, 1962 et 1966), a permis d'établir l'autonomie réelle d'une série de l'Ostrya par rapport au *Querceto-Buxetum* et a montré qu'il fallait y distinguer trois niveaux.

1. L'Ostryaie supraméditerranéenne

C'est le niveau moyen, qui correspond à la forme principale de la série et qui a son maximum dans le Supraméditerranéen inférieur.

C'est le plus souvent une formation basse, de quelques mètres seulement, comparable à un taillis, ce qui n'exclut pas la présence de très beaux spécimens d'Ostrya. *Quercus pubescens*, *Acer campestre* et *A. opalus* sont fréquents, mais toujours subordonnés. Dans la strate arbustive dominant *Cytisus sessilifolius*, *Coronilla emerus*, *Cotinus coggygria*. La strate herbacée est riche ; la Composée endémique *Leucanthemum discoideum* (= *Plagius Allionii*) et la Graminée *Sesleria cylindrica* (= *S. argentea*) sont de très bonnes caractéristiques, la seconde ayant en outre l'avantage d'être très abondante. Il faut y ajouter probablement *Fritillaria involucrata*. Deux espèces d'origine orientale sont également liées à l'Ostryaie : *Fraxinus ornus* (fréquente mais toujours peu abondante) et *Centaurea alpina*, celle-ci observée en une seule station.

L'Ostryaie comporte un lot important d'espèces sciaphiles qui sont de bonnes différentielles par rapport à la Chênaie pubescente : *Teucrium lucidum*, *Asplenium fontanum*, *Hepatica triloba*, *Solidago virga-aurea*, *Mercurialis perennis*, *Hedera helix*, *Tamus communis*, *Polypodium vulgare* et différentes Bryophytes : *Ctenidium molluscum*, *Neckera crispa*. Inversement l'Oxycèdre, le Térébinthe, *Cephalaria leucantha*, *Bromus erectus* y sont absentes ou rares et constituent des espèces différentielles de la Chênaie pubescente par rapport à l'Ostryaie, du moins localement.

L'Ostryaie se constitue généralement à ce niveau, tant dans le Méditerranéen supérieur que dans le Supraméditerranéen inférieur, par colonisation des éboulis ou des sols un

peu rocailleux (les sols profonds et les anciennes cultures étant occupés au contraire par la Chênaie pubescente, et les escarpements rocheux par les peuplements à Genévrier de Phénicie). Le dynamisme (Ozenda, 1954) passe par un groupement d'éboulis qui est une forme de basse altitude de l'association à *Achnatherum calamagrostis* et par des broussailles à *Cotinus coggygria*, *Cytisus sessilifolius*, souvent avec Buis : ces groupements sont voisins de ceux des séries supraméditerranéennes du Chêne pubescent.

Dans la partie ligure des Alpes maritimes italiennes, l'Ostryaie présente un faciès à Châtaignier dans lequel les deux arbres sont le plus souvent à égalité, mais dont la composition ne s'écarte pas sensiblement de celle qui vient d'être décrite.

2. L'Ostryaie méditerranéenne

Dans toute la région côtière des Alpes maritimes orientales s'observent à faible altitude, dans les stations fraîches, soit des associations méditerranéennes dans lesquelles l'Ostrya joue un rôle important, soit parfois de véritables taillis de cette espèce dont la flore compagne a alors un caractère mixte. L'Ostrya est accompagné de *Quercus ilex*, *Fraxinus ornus* (*Orno-Ostryetum*), *Pinus halepensis* et *P. maritima* ; la flore arbustive et herbacée montre côte à côte des euméditerranéennes comme *Smilax*, *Calycotome*, *Rosmarinus*, *Helichrysum stoechas*, *Brachypodium phoenicoides*, *Centranthus ruber*, *Coriaria myrtifolia*, des supraméditerranéennes franches comme *Lavandula vera*, *Cornus sanguinea*, *Sesleria argentea*, *Juniperus communis*, et des espèces communes aux deux étages (Alaterne, Aphyllante, Térébinthe, Spartium).

3. L'Ostryaie submontagnarde

C'est, à l'opposé, la partie supérieure de la série, que l'on observe vers 800-1.000 m., en ubac. La composition s'écarte sensiblement des deux associations précédentes, par disparition bien entendu de toutes les euméditerranéennes et par enrichissement tout d'abord en espèces de la Chênaie pubescente supérieure, qui deviennent dominantes, puis

dans les cas extrêmes en espèces de la Charmaie et de la Hêtraie. Les conditions écologiques se rapprochent alors de celles de la base de l'étage montagnard, en particulier de la série mésophile du Pin sylvestre ou même de la Hêtraie mésophile : il ne manque alors que *Fagus sylvatica*, absent dans cette région, pour réaliser un véritable *Ostryo-Fagetum*, et le sous-bois est typiquement celui d'une Hêtraie, ou d'une Charmaie des Alpes du Nord.

La comparaison de l'aire de l'*Ostrya* et de celle du Hêtre dans les Alpes maritimes montre qu'elles sont curieusement complémentaires, de sorte qu'on peut supposer que l'*Ostrya* sub-montagnarde a occupé au moins partiellement la niche écologique du Hêtre absent (Ozenda, 1954). D'ailleurs sur les limites occidentales de l'*Ostrya*, dans les Préalpes de Grasse, où reparaît le Hêtre, s'observent quelques exemples de peuplements mixtes *Ostrya-Fagus*.

d) Les *Ostrya*ies des Alpes orientales

Comme nous venons de le voir, les trois niveaux d'*Ostrya*ie classiquement connus dans la région illyrique se retrouvent typiquement, sous une forme très voisine, mille kilomètres plus à l'Ouest dans les Alpes maritimes et ligures.

On peut alors, à défaut de données détaillées sur les *Ostrya*ies du reste de la chaîne alpine, penser par interpolation que la même situation se rencontre dans les Alpes sud-orientales.

L'*Ostrya* manque presque totalement dans les Préalpes piémontaises et insubriennes ; il reparaît brusquement à l'Est du Lac Majeur, et son aire est alors continue vers l'est dans toutes les Préalpes jusqu'en Slovénie. Mais les documents sont peu nombreux (cf. Mayer, 1974). Si dans la Province de Sondrio des peuplements fragmentaires à *Ostrya* et *Fraxinus* de la vallée de l'Adda ont pu être rattachés par Credaro et Pirola à l'*Ostryo-Ornion*, ailleurs le plus souvent les *Ostrya*ies sont des peuplements mixtes, mal séparables de la Chênaie pubescente ou de la Hêtraie

submontagnarde et notamment de l'*Ostryo-Fagetum* qui tient une place importante (cf. fig. VII-2). Des relevés comparatifs, que nous avons effectués dans des *Ostrya*ies de la région gardésane (Riva) et du Tyrol méridional (entre Bolzano et Merano), ou ceux que donne la bibliographie pour ces régions, montrent qu'il s'agit là de groupements supraméditerranéens à *Cotinus*, *Pistacia terebinthus*, analogues à notre niveau moyen, avec localement (Lac de Garde) un faciès plus chaud à *Quercus ilex* et quelques autres espèces méditerranéennes. Dans les Karawanken toutefois, l'*Ostrya*ie est mieux individualisée (*Ostryo-Fraxinetum orni*, Aichinger 1933).

Les stations isolées d'*Ostrya* de Styrie (Weizkamm) et du Tyrol (environs d'Innsbruck) ne correspondent pas à des associations caractérisées.

2 — SÉRIE SUPRAMÉDITERRANÉENNE ORIENTALE DE *QUERCUS PUBESCENS*

Bien développée dans les Balkans et les parties chaudes de l'Europe danubienne, cette série diminue ensuite d'importance vers l'Ouest des Alpes, mais atteint, comme l'*Ostrya*ie, les Préalpes niçoises. Bien que la forme sous laquelle elle a été reconnue et décrite dans les Alpes maritimes (Barbero et al., 1973) soit très voisine du groupement antérieurement décrit sous le nom de *Orno-Quercetum pubescentis* dans le Sud de la Slovaquie (Klika, 1938) il n'est pas certain que la série soit homogène sur un aussi vaste espace, et nous en ferons une étude par régions.

a) Dans les Alpes maritimes et ligures

La série remplace vers l'Est, sensiblement sur le méridien de Nice, la série supraméditerranéenne occidentale de la Chênaie à Buis décrite précédemment. Elle occupe comme elle les adrets de l'étage collinéen jusque vers 1.100 m., colonisant notamment les emplacements d'anciennes cultures, mais abandonne les ubacs à l'*Ostrya*ie qui, elle aussi, apparaît

dans la même région. Elle s'intrique avec cette dernière en expositions intermédiaires, et la séparation est souvent malaisée, d'autant plus que des espèces qui sont d'excellentes différentielles par rapport à la chênaie haut-provençale sont par contre communes à la Chênaie orientale et à l'Ostryaie : *Fraxinus ornus*, *Acer opalus*, *Sesleria argentea*, *Linum viscosum*. Les différentielles (assez relatives) par rapport à l'Ostryaie sont en revanche des espèces communes à l'ensemble des chênaies pubescentes : *Cornus mas*, *Acer campestre*, *Genista cinerea*, *Aphyllantes monspeliensis*, *Campanula medium*, *Chrysanthemum corymbosum* et *Cephalaria leucantha*. Le Buis joue un rôle effacé.

Les termes de dégradation sont sensiblement les mêmes que pour la Série occidentale : pinède de substitution à *Pinus sylvestris* et *Genista cinerea*, mais avec *Buxus* peu abondant ; lande à *Lavandula vera* et *Satureja montana* ; pelouses à *Bromus erectus* et à *Koeleria*, etc. On peut, comme dans la série supraméditerranéenne occidentale, attribuer à une sous-série inférieure des faciès rupicoles contenant encore *Juniperus phoenicea* et *Quercus ilex*, et observer même des stations de basse altitude qui équivalent à une forme orientale de la Série méditerranéenne du Chêne pubescent.

La Série se poursuit avec les mêmes caractères en Ligurie orientale, avec localement des faciès quelque peu différents sur le grès. Plus loin, dans la région gênoise, l'abondance des précipitations provoque sa régression et elle n'existe plus qu'en enclaves dans l'Ostryaie ou dans les groupements plus humides se rattachant aux Chênaie à Charme (fig. X-4).

Dans le Sud du Piémont, elle se retrouve çà et là dans les vallées du versant septentrional des Alpes ligures et du Mercantour, mais devient rare plus au Nord en raison de la réduction des affleurements calcaires ; elle a été observée toutefois jusque dans le Val de Suse. La Chênaie supraméditerranéenne à *Buxus* existe d'ailleurs elle aussi sporadiquement dans ces vallées.

Dans l'Apennin, l'importance prise par le Chêne chevelu (*Quercus cerris*) justifie la distinction

d'une série séparée de celle du Chêne pubescent, et que l'on peut reconnaître à l'état fragmentaire jusque dans les collines des Langhe (Sud-Est du Piémont) mais qui reste extérieure au domaine alpin (Barbero et coll. 1972). Toutefois *Quercus cerris* est présent, quoique rare, dans la Chênaie pubescente jusque dans l'arrière-pays niçois (région de Sospel).

b) Dans les Alpes sud-orientales

Après une interruption dans le Nord du Piémont, la série reparaît dans le Val Sesia et reprend de l'importance à l'Est du Lac Majeur. Des groupements se rattachant à l'*Orno-Quercetum pubescentis* ont été observés dans le Trentin et les Préalpes vicentines, où ils devraient être méthodiquement recherchés.

C'est à un niveau inférieur de cette série, et non à un étage méditerranéen, que l'on doit rapporter les peuplements d'adret ou de rochers à *Quercus ilex*, *Cotinus coggygria*, *Pistacia terebinthus* et les plantations d'oliviers des mêmes régions, notamment des bords du lac de Garde. Si la présence d'un contingent thermophile aussi loin de la Méditerranée a pu évoquer un avant-poste mésoméditerranéen ou un *Quercetum ilicis* appauvri (Pitschmann et Reisigl, 1959 — Mayer, 1974), les espèces les plus remarquables sont néanmoins parmi celles dont nous avons vu plus haut qu'elles abondent dans la sous-série inférieure de la chênaie de Haute-Provence et remontent jusqu'au cœur du Dauphiné, et ne sont donc en aucune façon des indicateurs de groupements méditerranéens proprement dits.

La série doit être considérée comme certainement présente dans les Alpes slovènes, l'*Orno-Quercetum pubescentis* ayant été décrit de la région istriote, et des faciès à Chêne pubescent de l'Ostryaie existant en Slovénie (Horvatic, 1963). Ici encore, un niveau inférieur plus thermophile est reconnaissable (*Orno-Quercetum ilicis cotinetosum*, Tomaselli).

c) Dans les Alpes orientales internes

Si l'importance qu'ont, dans les zones intermédiaire et interne des Alpes occidentales, les formes appauvries de la Chênaie pubescente y justifient la distinction d'une

Série interne de *Quercus pubescens*, étudiée plus haut, par contre dans les Alpes orientales la situation est différente, ou du moins encore insuffisamment connue. Des groupements que l'on peut considérer comme des formes intra-alpines appauvries de l'étage supraméditerranéen oriental ont été décrits çà et là, surtout par Braun-Blanquet (1961) :

— dans le Trentin : *Orneto-Ostryetum* à *Quercus pubescens*, *Ischaemo-Diplachnetum*, *Tuniceto-Koelerietum gracilis* (ce dernier aussi dans l'Eisacktal) ;

— dans le Vintschgau : *Stipeto-Seseliatum varia*.

Cet auteur les rapproche tantôt de la Chênaie pubescente ("unterste Trockenrasen- oder Fraxinus ornus - Quercus pubescens - Stufe"), tantôt de l'*Orno-Ostryon*. En fait Chênaie et Ostryaie coexistent, se juxtaposent suivant l'exposition et s'intriquent souvent, comme dans le secteur préligure des Alpes occidentales. D'après la composition des groupements cités ci-dessus, il nous paraît préférable de les attribuer tous à un faciès intra-alpin de la Série orientale de *Quercus pubescens*.

3 — CHÊNAIES SUPRA-PANNONIQUES

Nous désignerons ainsi les formations collinéennes qui bordent la chaîne alpine à l'est, depuis la région viennoise jusqu'à la Styrie.

Leur position géographique et leurs caractères particuliers pourraient logiquement justifier la distinction d'un domaine spécial de l'étage collinéen des Alpes. Si nous les rattachons ici provisoirement au supra-méditerranéen oriental, c'est en raison de leurs affinités certaines avec celui-ci, et sur un plan plus général à cause de leur appartenance au grand ensemble de chênaies thermophiles qui va de l'Apennin au nord des Balkans en remontant jusqu'en Slovaquie. On pourrait les attribuer à une série de *Quercus cerris*, qui formerait l'essentiel de ces chênaies thermophiles et qui borderait la chaîne alpine par deux lobes, l'un correspondant précisément à ce collinéen supra-pannonique, l'autre beaucoup plus modeste et déjà mentionné en bordure nord des Alpes ligures dans les collines des Langhe (Barbero et al., 1972 — Ozenda et Wagner, 1975).

D'après Wagner (1983), elles se trouvent sous un climat relativement sec (500-700 mm) avec des précipitations estivales irrégulières et orageuses rappelant le régime supra-méditerranéen, et une température moyenne de juillet dépassant 20°C. La strate arborée est dominée par *Quercus cerris* et *Quercus petraea* (*Potentillo-Quercetum*, *Quercetum petraeae-cerris*) ; la strate arbustive très riche juxtapose des espèces des chênaies médio-européennes et des espèces sub-méditerranéennes. Des groupements à *Quercus pubescens* ont été également décrits dans l'avant-pays alpin de Styrie et du Burgenland : *Orno*, *Lithospermo*, *Cotino-Quercetum* (voir Mayer, 1974) ; ils se trouvent plutôt à l'état relictuel dans des stations à déterminisme édaphique et sont considérés par Wagner (1971) comme une végétation azonale. Cet étage des chênaies est de toute manière discontinu et en Styrie par exemple, le Submontagnard à hêtraies thermophiles peut se trouver directement en contact avec des formations planitiales alluviales (Pratl, 1971).

La végétation naturelle est de plus en plus restreinte par l'extension des cultures et surtout de la vigne, altérée par la sylviculture et par la progression anthropique des taillis de Charme.

4 — PEUPLEMENTS DE *PINUS* *NIGRA* ssp. *AUSTRIACA*

Les peuplements naturels de Pin noir de la chaîne alpine se trouvent localisés en deux régions (fig. VI-18) : 1) dans l'angle nord-est des Préalpes autrichiennes, en bordure de la dépression de Vienne ; 2) en Carinthie et dans le nord de la Vénétie. Ils ne constituent pas un climax au sens donné ici aux autres séries, mais un ensemble de groupements dont la composition, les affinités et l'évolution sont relativement hétérogènes (H. Mayer, 1974), le point commun étant la localisation édaphique sur les plus mauvais sols grâce à la rusticité du Pin noir.

Parmi ceux du groupe méridional, centré sur la Carinthie, une partie peut être rattachée à titre d'associations spécialisées à la Série de l'*Ostrya* (*Orno-Pinetum nigrae*, avec sous-



Fig. VI-18. Répartition des peuplements de Pin noir (*Pinus nigra* ssp. *austriaca*) dans les Alpes orientales (d'après la Carte de la Végétation de l'Autriche, Wagner, 1971): 1 et 2, en noir, les deux zones de Pin noir (*Pinus nigra* ssp. *austriaca*); 3, en taches claires, les pinèdes édaphiques de Pin sylvestris.

associations à *Carex humilis*, à *Calamagrostis varia*, à *Molinia*), tandis que d'autres sont, dans l'étage montagnard et par exemple dans les Karawanken, des groupements transitoires colonisateurs de pierriers qui évoluent vers la Hêtraie et parfois même transgressent (Martin-Bosse, 1967) dans les stades initiaux du *Mugetum* (fig. VI-19).

Ceux du groupe septentrional, situés eux aussi à la limite des étages collinéen et montagnard, sont des groupements azonaux, de stations xériques en forte pente sur sols dolomitiques. Les uns sont en relation avec des pelouses sèches de la Chênaie pubescente (*Cotino-Quercetum*, Knapp 1944) ; d'autres

(*Euphorbio saxatilis* - *Pinetum nigrae*, Wendelberger 1962 ; *Seslerio-Pinetum nigrae*, Wagner 1941) se rapprocheraient davantage de l'*Erico-Pinion* à Pin sylvestre dont les stations, azonales elles aussi sur dolomies, paraissent les relayer vers l'ouest.

Rappelons que la rusticité du Pin noir et ses faibles exigences vis-à-vis du sol ont permis de l'employer massivement au reboisement des terrains érodés des Alpes sud-occidentales, dans l'étage collinéen et dans la base de l'étage montagnard, où il se régénère très bien spontanément et peut être considéré maintenant comme absolument naturalisé (chap. V).



Fig.VI-19. Peuplement rupicole de pin noir d'Autriche en Carinthie (d'ap. Aichinger).

D — L'étage collinéen de type médioeuropéen

1 — SÉRIE DE LA CHÊNAIE A CHARME

Les Chênaies à Charme représentent l'essentiel du Collinéen mésophile dans toute l'Europe centrale. Elles correspondent, dans l'ensemble, à l'alliance du *Carpinion* et à une partie du *Tilio-Acerion*, mais présentent aussi de nombreuses formes de passage vers les autres formations forestières collinéennes ou submontagnardes ; et de plus une influence humaine généralement très accentuée rend encore plus délicate leur étude. Une présentation très synthétique a été donnée par Neuhausl (1981) qui distingue une douzaine de grands types et esquisse leur répartition géographique, mais le domaine couvert par cette révision est extérieur à l'espace alpin.

a) Répartition

La Chênaie à Charme borde la chaîne alpine tout le long de sa lisière septentrionale, du Dauphiné au Préalpes viennoises, et se poursuit sur le bord oriental jusqu'en Carinthie. Mais elle entre en concurrence dans l'Ouest avec la Chênaie pubescente (Dauphiné, Savoie, Jura), dans le Nord (Bavière, Haute-Autriche) avec la Hêtraie submontagnarde qui déborde sur l'avant-pays et tend à repousser l'aire principale des Chênaies (cf. fig. IV-3), et dans l'Est avec les chênaies subcontinentales de la marge pannonique.

Elle existe localement dans les Préalpes piémontaises et insubriennes. Mais elle est totalement remplacée en Dauphiné méridional et en Haute-Provence par des faciès frais de la Chênaie pubescente et, dans les Préalpes du rebord sud de la chaîne, depuis les Alpes maritimes jusqu'à la Slovénie, par la série de l'*Ostrya* qui est son vicariant supraméditerranéen.

b) Composition

Son polymorphisme et les difficultés de sa caractérisation lui ont valu, dans les Préalpes comme ailleurs, d'être désignée de

manière très diverse : ceinture de la forêt mixte de Chêne, Tilleul et Érable (Schmid), Série du Chêne sessiliflore (premières cartes de végétation de la région grenobloise), *Quercus-Carpinetum* (Mayer), *Submontane Eichen-Buchenwälder* (Wagner), etc.

Dans les Alpes orientales, l'association typique (*Quercus-Carpinetum* s.l., in Mayer, 1974) a été décrite surtout du Wienerwald (Lang, 1967 — Jelem et Mader, 1969) sous divers types :

— une forme principale, sur sols eutrophes, à *Quercus petraea*, Érables, riche sous-bois arbustif : *Galio-Carpinetum* s. str., avec variantes, à *Galium odoratum*, à *Festuca drymeria* (sur flysch), à *Carex alba* (sur calcaires bien exposés), à *Circaea lutetiana* et à *Carex brizoides* (sur sols hydromorphes) ;

— une forme de sols frais et profonds, à *Quercus robur* : *Robori-Carpinetum*, avec variantes à *Allium ursinum* et autres géophytes, à *Ulmus minor*, à *Arum*.

Une partie des associations décrites comme *Aceri-Tilietum* ou *Aceri-Fraxinetum* semblent représenter des groupements spécialisés écologiquement voisins de la Charmaie.

D'autres associations voisines ont été décrites des Préalpes suisses (*Quercus-Carpinetum aretosum*) et du secteur insubrien (*Salvio-Fraxinetum*, Oberdorfer 1964).

Dans les Alpes nord-occidentales, la chênnaie à Charme tient une place importante en dehors des stations d'adret calcaire occupées par la chênnaie pubescente. Elle y est comme partout très multiforme, comprenant de nombreux faciès (Richard et Pautou, 1983) dans lesquels *Quercus petraea* peut faire souvent défaut, et de nombreux termes de passage vers les autres formations collinéennes, que résume la figure VI-20. Le faciès à châtaignier sauvage est particulièrement répandu, même dans les massifs réputés calcaires, à la faveur de niveaux gréseux ou de sols fortement lessivés.

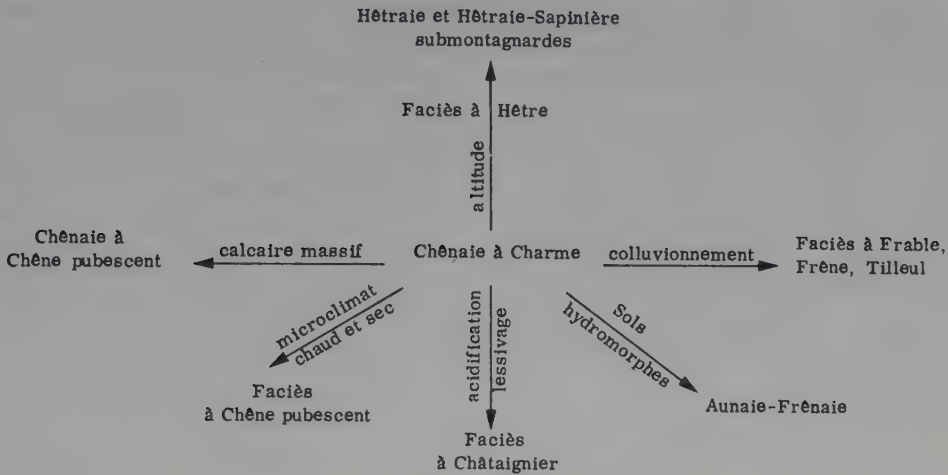


Fig.VI-20. Relations écologiques entre les divers faciès des chênaies à Charme.

La séparation entre la Chênaie pubescente authentique et un faciès à Chêne pubescent de la série du Charme (sur terrains bien exposés mais non franchement calcaires) n'est pas toujours aisée ; des tableaux comparatifs avec la Chênaie pubescente et les autres séries thermophiles ont été donnés par Ozenda et al., 1962, et par L. Richard, 1970.

Par rapport aux groupements similaires de l'Europe centrale, la partie ouest-alpine de la série présente une espèce différentielle importante, *Acer opalus* (qu'elle possède en commun avec l'Ostryaie des Alpes-Maritimes). *Genista pilosa*, *Coronilla emerus*, *Cytisus sessilifolius* sont peut-être à citer aussi comme autres différentielles.

c) Dynamisme

Il est malaisé à préciser et semble comprendre des groupements arbustifs à *Prunus spinosa*, *Rubus* et *Rosa* sp. plur., à *Sambucus ebulus* (Tüxen), à *Corylus* et à *Ligustrum*, des pelouses à *Arrhenaterum elatius*. Mais en fait la plus grande partie des Chênaies à Charme sont d'origine anthropique et résultent d'une rupture d'équilibre due à l'exploitation du Chêne et à la facilité particulière de recépage du Charme et du Châtaignier qui donnent des taillis vigoureux à croissance

rapide. Une partie des Charmaies provient aussi de la transformation, pour les mêmes raisons, de Hêtraies submontagnardes, dont elles ont conservé une partie du sous-bois caractéristique, à côté d'un enrichissement en espèces plus tolérantes à la lumière. Les Chênaies à Charme authentiquement naturelles seraient peut-être seulement des groupements spécialisés, en conditions écologiques défavorables à la concurrence du Hêtre et d'autres espèces, et le *Quercus-Carpinetum* n'aurait pas de véritables caractéristiques. Le fait qu'en outre la plus grande partie du territoire de la série est presque totalement transformée en territoire agricole ne simplifie pas le problème.

2 — SÉRIE DE LA CHÊNAIE ACIDOPHILE

Cette série présente son centre de gravité dans les plaines et collines à l'ouest des Alpes, et remplace la précédente dans une grande partie du domaine atlantique. Elle manque pourtant presque complètement du côté externe de la chaîne, sauf localement : Wienerwald ; ça et là en Savoie ; collines du Bas-Dauphiné. Par contre elle a été décrite dans les parties à la fois acides et bien arrosées du versant sud :

- ceinture de végétation atlantique à *Quercus robur* et *Callune*, Schmid (Tessin) ;
- série de la Chênaie acidophile, Ozenda, Barbero et al. (Piémont) ;
- *Bodensaure Eichen- und Kastanienwälder des insubrischen Raumes*, Wagner.

Mais une partie de ces groupements de type insubrien ne correspondent pas vraiment au type principal subatlantique de la série.

a) Dans le Piémont et la région insubrienne

Sappa et Charrier (1950) ont rapporté à la Chênaie acidophile une partie du Collinéen du Val Sangone, à l'ouest de Turin. Plus généralement, il faut attribuer à cette série une grande partie de la vaste formation à *Feuillus* et à Châtaignier qui constitue une bande presque continue sur les collines en bordure de la plaine piémontaise. L'étude en est très difficile en raison de son caractère de végétation secondaire, de sa pauvreté et de l'exploitation agricole assez intensive.

La végétation naturelle, très dégradée, comprend à côté du Chêne des faciès à *Betula verrucosa* dans les parties rocheuses et à *B. pubescens* dans les stations bien exposées, des landes à *Calluna vulgaris*, *Sarothamnus scoparius*, *Genista pilosa*, *G. tinctoria*, des pelouses à *Bromus erectus* et *Deschampsia flexuosa*.

Les vergers de Châtaigniers ("Castagneti a frutteto") occupent une surface étonnante, formant dans certaines vallées un revêtement quasi-continu des pentes jusqu'à 800 m., parfois 1.000 m. dans l'extrême sud. Le Seigle et la Pomme de terre, autrefois répandus, sont en forte régression.

Cette formation se rencontre aussi, mais plus localisée, sur le versant sud des Alpes ligures dans la haute vallée de l'Arroscia et près de Resso ainsi que dans la Nervia. Vers l'ouest, elle reparaît localement dans le vallon de la Gordolasque (faciès pionnier à *Bouleau* et faciès à *Quercus sessiliflora*), dans le massif du Tournairot et jusque dans la région d'Annot.

Plus à l'est, en Lombardie et surtout en Tessin, entre 300 et 900 mètres et sous des précipitations de 1,5 à 2 mètres, des groupements analogues ont été décrits par différents auteurs : *Quercus-Betuletum insubricum*, Ellenberg et Rehder 1962 et *Quercus-Fraxinetum*, Antonietti 1968 (équivalant respectivement aux *Cruciato glabrae-Quercetum* et *Phyteumo betonicaefoliae-Quercetum*, Ellenberg et Klötzli 1972) ; *Castaneto-Quercetum sessiliflorae*, Braun-Blanquet 1949 ; *Hieracio tenuiflori-Quercetum*, Oberdorfer 1964. Les faciès à Châtaignier y sont également dominants.

Les "sols bruns insubriens" ont généralement un pH inférieur à 5, une texture sablo-limoneuse à complexe absorbant faible et peu saturé, une faible capacité de rétention d'eau (Antonietti, 1968).

Le dynamisme comporte des landes à *Calluna* et à divers *Genista* et *Cytisus*, des pelouses à *Bromus erectus*, à *Deschampsia flexuosa*, à *Peucedanum oreoselinum*.

Des pinèdes de substitution à *Pinus sylvestris* ont été observées dans les Préalpes de Styrie et de Carinthie (*Pino-Quercetum roboris*, Egger 1951).

b) Dans les Alpes nord-occidentales

La série y est connue dans deux situations :

1) Sur pentes siliceuses, en adrets bien drainés, dans quelques vallées de la zone intermédiaire : Arve, Haute-Isère, Romanche (Richard et Pautou, 1983).

2) Dans les collines du Bas-Dauphiné (triangle Lyon-Chambéry-Valence) et notamment sur les dépôts glaciaires du Chambaran, où Dobremez (1967) a distingué deux sous-séries :

α) Sur les molasses, une Chênaie à Chêne sessile dominant, associé au Chêne pédonculé, au *Bouleau*, au *Tremble* et au Châtaignier, localement au Hêtre. Sous-bois d'acidophiles de mull-moder et de moder, à *Deschampsia flexuosa*, *Teucrium scorodonia*, *Hypericum*

pulchrum, *Luzula nivea*. La molasse contient 10 à 12 % de calcaire et peut porter d'abord une Chênaie pubescente ou une Chênaie à Charme ; la Chênaie acidophile s'installe après lessivage en donnant des sols bruns décalcifiés, parfois ocres podzoliques ; elle est le plus souvent dégradée en un taillis dense de Châtaignier, exploité en rotation de 15 ans environ avec une haute productivité, Le Robinier est planté sur les sols les plus mauvais.

β) Sur la glaise à quartzite qui recouvre le plateau du Chambaran, au Nord-Ouest de Grenoble, une Chênaie mixte acidophile à Molinie, sur un sol hydromorphe à nappe perchée, formation très analogue à celle qui occupe de vastes surfaces dans la plaine atlantique française (Duchaufour, 1948) et qui abrite d'ailleurs ici des espèces atlantiques à leur limite orientale : *Erica cinerea*, *E. vagans*, *Osmunda regalis*, *Genista anglica*, *Ulex europaeus*, *Carum verticillatum*. La Chênaie à Bouleau et Molinie, sur glaise épaisse, alterne avec des dépressions marécageuses à brousse de *Salix aurita* et *Rhamnus frangula* contenant diverses Fougères et Sphaignes (*Salici-Franguletum*). Sur glaise caillouteuse, le Châtaignier et même le Charme accompagnent les Chênes. Les parties les plus drainées sont occupées par une lande à Callune, Genévrier commun et *Leucobryum*. En quelques stations, une Chênaie à Hêtre en futaie représente peut-être un climax submontagnard.

c) Dans les Alpes nord-orientales

La Chênaie acidophile se trouve, comme l'ensemble du Collinéen, presque éliminée par l'altitude des plateaux de l'avant-pays suisse, bavaïrois et autrichien, où prédominent les Hêtraies submontagnardes (fig. IV-3) ; elle existe sporadiquement sur le flysch de Bavière. Plus à l'est, les groupements décrits dans le Wienerwald comme *Luzulo-Quercetum petraeae* et *Fago-Quercetum petraeae* (Lang, 1967 — Jelem et Moder, 1969) semblent être des groupements dégradés voisins aussi des Hêtraies submontagnardes.

3 — SÉRIE PLANITIAIRE DE *QUERCUS ROBUR*

a) Répartition

Cette série, qui n'est bien développée que sur les sols alluviaux des plaines ou des dépressions étendues, est relativement marginale par rapport à la chaîne alpine, que de larges bordures de collines ou de plateaux séparent des grandes vallées du Danube ou du Rhône ; elle ne borde directement les Alpes que sur une partie de la périphérie de la plaine padane, notamment en Piémont. Par suite nous lui accorderons ici peu de développement.

b) Écologie et végétation naturelle

Le facteur écologique primordial est constitué par les variations de la profondeur de la nappe phréatique. On peut distinguer schématiquement les deux cas extrêmes :

1) Groupements des zones à eau stagnante. Là où affleure, temporairement ou en permanence, une nappe superficielle, se développe la forêt marécageuse à *Alnus glutinosa* et *Prunus padus*, sur sol riche en matière organique ("Bruchwald") et le cortège de groupements qui la relie aux formations semi-aquatiques : végétation arbustive à grands Saules, végétation herbacée à *Typhoides*, *Filipendula*, *Lythrum*, grands *Carex*. L'évolution vers la formation à Chêne pédonculé par abaissement de la nappe phréatique paraît exceptionnelle ; cette évolution, si elle existe, se produit de façon très lente. On peut considérer que, dans le cas général, l'Aunaie à *Alnus glutinosa* constitue un groupement permanent.

2) La Chênaie à *Quercus robur*, avec *Fraxinus excelsior* et *Ulmus campestris* (*Alno-Padion*, *Fraxino-Ulmetum*, *Ulmo-Quercetum*). Elle est liée aux sols alluviaux fins à nappe phréatique plus profonde ou bien drainée, non affleurante. Riche sous-bois de buissons et de lianes : *Sambucus ebulus*, *Ligustrum*, *Cornus*, *Crataegus*, *Tamus*, *Clematis*. Les termes de passage vers les Chênaies à Charme sont fréquents.

c) Utilisation par l'Homme

C'est la série qui a été le plus transformée. Les sols étant généralement riches en ions échangeables et en réserves hydriques, la Chênaie climacique est presque entièrement détruite au profit de l'agriculture intensive, de l'urbanisation et de l'industrialisation.

La populiculture s'est longtemps partagé le terrain avec les vergers, les céréales et les cultures maraîchères ; le Maïs progresse irrésistiblement. Autour de la plaine piémontaise, la répartition des activités agricoles montre trois zones concentriques (Bono et Barbero, 1976) :

1) La zone périphérique, bordant les premières collines alpines : c'est essentiellement une région de polyculture et notamment d'arboriculture fruitière, en rapide extension sur les terrains bien drainés (Poires et Pêches surtout, et divers vergers). Depuis peu la culture de la Fraise se développe ; importantes cultures de légumes.

2) Une zone de transition, occupée par la céréaliculture (Froment et Maïs) et les cultures fourragères intensives.

3) Une zone centrale, la plus humide, occupée comme la précédente par les céréales et par les cultures fourragères, avec un important élevage bovin. En outre, c'est dans cette zone que s'est développée la populiculture, notamment avec l'introduction de nouveaux clones de peupliers à croissance rapide, destinés à la production de cellulose. Cette populiculture, qui continue à s'étendre, occupe d'excellents terrains qui seraient plus favorables à d'autres cultures.

4 — SÉRIE DE *ALNUS INCANA*

Elle relaye la précédente dans les basses et moyennes vallées à l'intérieur de la chaîne, où elle peut s'observer jusque dans l'étage montagnard (Isar, Engadine, Valais) car c'est une formation édaphique relativement indépendante du climat ; pourtant elle est davantage qu'un système de groupements spécialisés car elle peut occuper de notables étendues et présente un véritable dynamisme. Elle correspond à une partie des formations riveraines dites "Auenwälder".

La série s'installe typiquement le long des cours d'eau et dans leur lit majeur, sur nappe phréatique pouvant subir des variations de forte amplitude, qui l'inondent au moment des crues et de la fonte des neiges. Le dynamisme dépend à la fois de ce régime hydrique et de la granulométrie des dépôts.

Les groupements pionniers à *Gypsophila repens*, *Myricaria germanica*, *Hippophae*, *Chondrilla* (*Ch. chondrilloides* dans l'Est, *Ch. juncea* dans les Alpes occidentales), contenant souvent des espèces déalpines comme *Saxifraga aizoides* dont les semences ont été entraînées par les eaux, se peuplent ensuite en petits arbustes, surtout des Saules (*Salix purpurea*, *S. triandra*, *S. incana*, *S. daphnoides*), puis en buissons plus élevés (*Salix capraea*, *Viburnum*, *Lonicera*, *Rhamnus*, *Cornus*). La succession est relativement rapide et la phase optimale de l'*Alnetum incanae* peut être atteinte en quelques dizaines d'années.

Le dynamisme proprement dit, endogène, s'arrête généralement au stade à *Alnus*. L'évolution ultérieure est beaucoup plus lente et subordonnée à des modifications du milieu par exhaussement du sol et abaissement de la nappe, qui sont la résultante de cycles d'alluvionnement et d'érosion.

Dans les parties du lit majeur ainsi modifiées, et sur les terrasses qui le bordent, la série se raccorde alors progressivement au climax régional. Dans le cas général du Collinéen de type médio-européen, l'évolution se fait vers des groupements analogues au climax de la série précédente (forêts riveraines de "bois durs"). Dans les Alpes occidentales, elle peut aller vers les séries supraméditerranéenne (Bassin de la Durance) ou intra-alpine (Valais, Bassin du Drac) du Chêne pubescent. Sur sols grossiers, elle aboutit à des peuplements de Pin sylvestre et Saules divers (*Salici-Pinetum*). Dans l'étage montagnard, le passage se fait parfois à la Hêtraie (Pupplinger Au en Bavière, Seibert, 1958 — Engadine, Trepp, 1968), ou même vers des bois d'Épicéa (Romanche, Ozenda, 1966).

VII

L'étage montagnard

L'originalité de l'étage montagnard de la chaîne alpine et l'intérêt particulier qui s'attache à son étude viennent du fait qu'il est constitué de zones concentriques, de continentalité croissante depuis les Préalpes externes vers les parties les plus internes de la chaîne et occupées par des groupements végétaux très différents. Cette zonation bioclimatologique et biocénotique est beaucoup plus discrète dans les étages collinéen et subalpin, et pratiquement absente de l'étage alpin.

La distinction maintenant classique entre Alpes externes, intermédiaires et internes est en réalité l'expression simplifiée d'un gradient que des recherches en cours essayent d'affiner. Ici sont déjà considérés quatre niveaux de continentalité (fig. VII-14). La portée d'une analyse fine de ce gradient dépasse le cadre de la seule chaîne alpine. En effet, si les autres grandes chaînes européennes ne possèdent pas, à l'exception du Caucase, de zone interne comparable à celle des Alpes, certaines toutefois paraissent présenter des parties équivalentes à nos Alpes intermédiaires et qu'il devrait être possible de situer dans un modèle général des niveaux de continentalité déduit de l'étude de la chaîne alpine, comme il est proposé dans les chapitres XI et XII.

A — Définition et limites

Une première définition, valable pour tous les massifs périphériques de la chaîne, peut assimiler l'étage montagnard à l'aire des Hêtraies. C'est un bon repère physiologique, en raison de l'abondance du Hêtre dans les Préalpes, et biocénotique, du fait de la précision atteinte par la connaissance phytosociologique des Hêtraies.

En moyenne, cet étage présente, comme les autres, une amplitude altitudinale de 700 m. environ ; mais cette amplitude varie avec le climat des différents secteurs. Elle se dilate jusqu'à 900 m. dans les Préalpes du Nord-Est où le Hêtre est favorisé par l'humidité, et se réduit au contraire dans les Alpes du Sud plus sèches ; quant aux

limites de l'étage, elles s'élèvent, suivant la règle générale, du Nord au Sud de la chaîne en fonction de l'augmentation des températures moyennes.

Ainsi, dans les Préalpes de Bavière et de Haute-Autriche, où l'étage montagnard présente son maximum de développement, le Hêtre cède la place à l'étage subalpin à une altitude relativement basse, comprise entre 1.300 et 1.400 m., mais sa limite

inférieure est elle aussi fortement déprimée en raison de l'existence d'un large sous-étage submontagnard, dans lequel les Hêtres peuvent descendre jusqu'à 400 m., et qui déborde la chaîne en diffusant sur les plateaux de l'avant-pays (cf. fig. IV-3).

Dans les Alpes sud-orientales, en Lombardie par exemple, la limite supérieure du Hêtre est plus élevée et peut atteindre 1.600 m., mais la base de l'étage se trouve elle-même

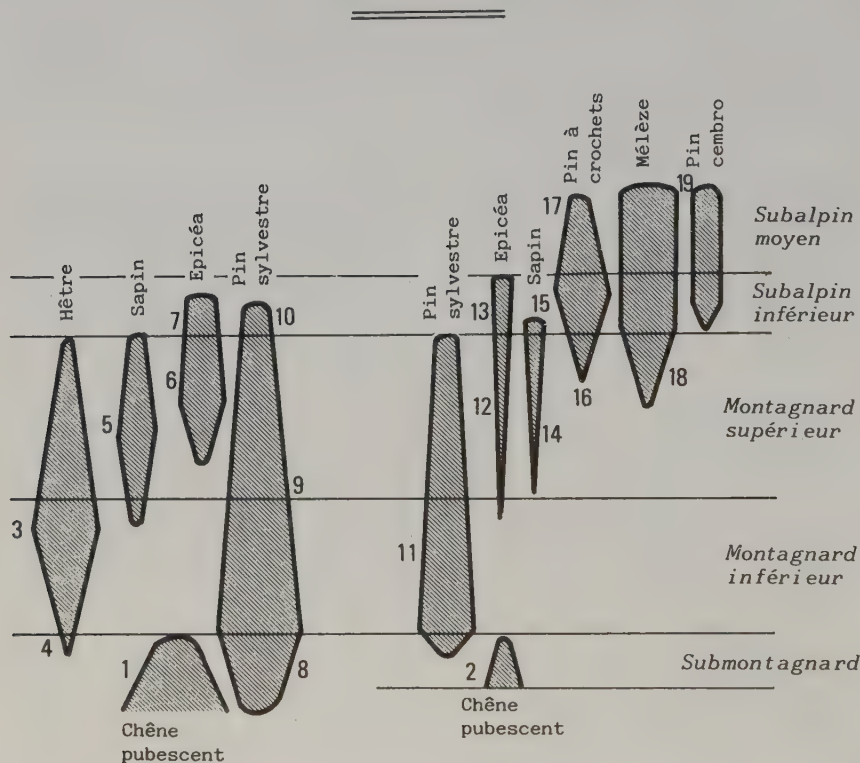


Fig. VII-1. Complexité de l'étage montagnard dans les Alpes sud-occidentales: situation des principales essences forestières des étages Montagnard et Subalpin par rapport aux limites de ces étages (dont les noms sont indiqués à droite de la figure). 1) Aire principale du Chêne pubescent dans l'étage supra-méditerranéen; 2) Série interne du Chêne pubescent; le collinéen n'est ici représenté que par sa partie supérieure dite submontagnarde, les niveaux situés plus bas se trouvent éliminés par l'altitude assez haute des fonds de vallée. 3) Série mésophile du Hêtre. 4) Pénétration locale dans le sommet du Collinéen. 5) Hêtraie-Sapinière ou Sapinière externe. 6) Présence de l'Epicéa dans la partie supérieure des séries précédentes. 7) Série subalpine de l'Epicéa. 8) Pin sylvestre présent dans le Supra-méditerranéen comme forêt de substitution. 9) Série mésophile du Pin sylvestre. 10) Présence de cette espèce dans la série altiméditerranéenne.

La partie gauche de la figure représentait la situation dans les Préalpes, la partie droite va maintenant représenter les zones intermédiaires et internes: 11) Série interne du Pin sylvestre. 12) Série interne de l'Epicéa. 13) Série subalpine de l'Epicéa, partie intra-alpine. 14) Série interne du Sapin. 15) Série subalpine du Sapin. 16) Descente du Pin à crochets dans l'étage Montagnard. 17) Série préalpine, et sous-série du Pin à crochets de la série du Mélèze. 18) Mélézein de descente dans le Montagnard. 19) Série du Mélèze et du Pin cembro.

relevée par la remontée jusqu'à 800 ou 900 m. de l'étage collinéen à Chênes et à *Ostrya* ; ici encore cette limite inférieure est rendue imprécise par un niveau de transition submontagnard où des Hêtraies à *Ostrya* tiennent une place notable.

C'est dans les Alpes de Haute-Provence que la limite supérieure du Hêtre est la plus élevée, jusqu'à 1.700 m., mais c'est là aussi que la remontée du Collinéen, sous forme de

la Chênaie supraméditerranéenne, est la plus importante, jusqu'à 1.100 m. en versant sud.

Dans la zone intra-alpine où le Hêtre manque, on peut utiliser comme premier repérage de l'étage montagnard les limites du Pin sylvestre ; rappelons que ceci n'est pas valable dans les Préalpes ou dans les Alpes intermédiaires, dans lesquelles le Pin sylvestre peut déborder largement les limites de l'étage montagnard (fig. VII-1).

B — Variations régionales et subdivisions

Alors que l'étage collinéen, en continuité avec la végétation des différentes régions de l'avant-pays, est pour cette raison très différent d'un secteur à l'autre le long de la bordure préalpine, l'étage montagnard est au contraire

plus homogène dans le sens tangentiel mais varie beaucoup dans la direction radiale (c'est-à-dire des Préalpes vers l'intérieur de la chaîne) en fonction des niveaux de continentalité.



Fig. VII-2. Répartition des principaux types de Hêtraies dans la chaîne alpine. Les numéros sont les mêmes que dans les titres et sous-titres du texte. 1, la Hêtraie à prédominance calcicole des Préalpes septentrionales; (1', Jura); 2, la Hêtraie silicicole: 2a, Styrie; 2b, Piémont; 2c, Alpes intermédiaires du Dauphiné et de Savoie; 3, Hêtraies à prédominance calcicole du versant sud: 3a, Haute-Provence; 3b, Alpes maritimes et Ligures; (3b', Apennin septentrional); 3c, région gardésane; 3d, région illyrique (3d' Dinarides du nord).

Cette continentalité s'exprime à la fois par une augmentation des écarts de température et par une diminution des précipitations, les deux phénomènes concourant à éliminer le Hêtre, puis le Sapin. Comme on l'a déjà vu dans les chapitres I, III et IV (voir aussi la carte en couleurs hors texte), il est possible de distinguer, de l'extérieur vers l'intérieur de la chaîne, quatre zones correspondant respectivement à la dominance du Hêtre (Préalpes), du Sapin (Alpes intermédiaires), de l'Épicéa (Alpes internes) et enfin du Pin sylvestre (parties les plus continentales de l'axe interne). Nous avons vu précédemment que cette continentalité pouvait s'exprimer numériquement par des paramètres bioclimatiques, et notamment par l'angle de Gams, mais nous ne devons plus maintenant nous contenter de définir ces zones par ces facteurs climatiques ou par la dominance des grandes espèces forestières : il faut chercher avec précision à quoi elles correspondent du point de vue biocénotique, et ce sera l'objet essentiel de ce chapitre VII.

Une autre différence, qui se superpose aux zones de continentalité, est l'opposition entre le Nord et le Sud de la chaîne, qui va elle aussi dans le sens d'une xéricité croissante. Les Hêtraies du Nord, dont la composition est conforme à celles de toute l'Europe centrale, s'opposent aux Hêtraies des Alpes du Sud, modifiées par la proximité des formations méditerranéennes (fig. VII-2). Les Sapinières des Alpes intermédiaires ont une

composition sensiblement différente selon que l'on considère celles du Nord ou celles des Alpes maritimes par exemple. Dans l'axe intra-alpin, l'Épicéa domine dans les Alpes orientales et nord-occidentales, mais il est presque totalement remplacé par le Pin sylvestre dans les Alpes sud-occidentales (fig. VII-13).

Si l'on ajoute que la plupart des espèces forestières peuvent être transgressives d'un étage à l'autre, de sorte que les espèces montagnardes pénètrent fréquemment dans le haut du Collinéen ou bien dans la base du Subalpin, la disposition peut atteindre un maximum de complication qui est représenté par la figure VII-1.

Dans l'exposé ci-après, l'ordre suivi ira des types de végétation les plus hygrophiles vers les plus xériques :

— Hêtraies du nord de la chaîne	}	massifs externes (niveau 1 de la figure VII-21)
— Hêtraies du sud de la chaîne		
— Sapinières internes	}	Alpes intermédiaires (niveau 2) et une partie de l'axe intra-alpin (niveau 3)
— Pessières internes		
— Pinèdes sylvestres mésophiles		
— Pinèdes sylvestres xérophiles	:	partie la plus continentale de l'axe intra-alpin (niveau 4)

C — L'étage montagnard externe : le complexe des hêtraies

Dans les massifs externes, l'étage montagnard revêt la forme d'une grande ceinture de Hêtraies qui entoure complètement la chaîne, à l'exception d'une interruption dans les Alpes maritimes orientales (fig. VII-2). Mais tandis que dans la moitié Nord de cette ceinture les Hêtraies, bien étudiées, sont assez conformes aux autres Hêtraies d'Europe centrale et se placent sans problème dans un

complexe phytosociologique souvent désigné du nom de *Fagion medioeuropaeum*, celles de la moitié Sud sont beaucoup plus hétérogènes, moins bien connues et appartiennent, en partie du moins, à des groupements différents. Outre ces deux ensembles, les secteurs à prédominance siliceuse (Piémont et Styrie essentiellement) représentent un cas particulier.

Aucun système biocénotique ne permet actuellement de classer la totalité des Hêtraies alpines d'une manière satisfaisante, notamment parce que la connaissance des types méridionaux et de leurs relations avec les Hêtraies méditerranéennes et illyriques est encore insuffisante ; la meilleure approche semble être de prendre ici pour base, non les séries comme dans les autres étages, mais les trois grandes divisions régionales évoquées ci-dessus : Alpes calcaires du Nord, Massifs siliceux préalpins et intermédiaires, Alpes calcaires du Sud.

1 — LES HÊTRAIES DES ALPES CALCAIRES DU NORD

Le complexe des Hêtraies médio-européennes s'étend à travers toutes les Préalpes, de la Basse-Autriche au Dauphiné, et plus précisément depuis le Wienerwald jusqu'au Nord du Vercors, en passant par la Haute-Autriche, la Bavière et la Suisse. Il correspond à l'étage montagnard des secteurs nord-préalpin et delphino-jurassien des figures I-31 et IV-15.

Favorisé par une humidité générale de ces massifs, il se dilate sur plus de 800 m., entre les altitudes de 500 à 1.350 m. en moyenne (700 à 1.500 m. dans le Dauphiné).

Le nombre des associations de Hêtraies décrites dans les Alpes du Nord est, comme pour toutes les Hêtraies en général, si grand qu'il est impossible de le résumer d'une manière complète. Il faudrait regrouper massivement, après une révision d'ensemble, beaucoup de petites associations et leurs subdivisions en associations plus larges, le "jordanisme" des associations actuelles étant un facteur d'alourdissement qui aboutit à un véritable blocage.

Ellenberg le déplorait déjà en 1963 : "Le nombre des associations, sous-associations, variantes, races ou autres sous-unités de Hêtraies qui ont été jusqu'ici décrites est extraordinairement élevé. Il est d'autant plus difficile d'un avoir une vue d'ensemble, que des unités différentes ont été souvent décrites sous des noms analogues et qu'inversement

il n'est pas rare qu'un même type ait reçu des noms différents".

Nous nous appuyerons ici sur les travaux les plus synthétiques parmi lesquels doivent être cités :

- pour l'ensemble des Alpes orientales, Mayer (1974), Ellenberg (1963 et 1978) ;
- pour les Préalpes autrichiennes du Nord, Zukrigl (1974), Wagner (1983) ;
- pour la Bavière, Oberdorfer, Seibert (1968), Köstler et Mayer (1977) ;
- pour la Suisse, Ellenberg et Klötzli (1972) ;
- pour l'ensemble des Alpes nord-occidentales, L. Richard et Pautou (1983) ;
- pour la Chartreuse, Bartoli (1962) .

a) Rappel de la division générale des Hêtraies

Comme dans la plus grande partie de l'aire européenne du Hêtre, les Hêtraies des Préalpes du Nord peuvent être divisées en quatre grands groupes écologiques (fig. VII-3), ayant actuellement dans la nomenclature phytosociologique rang d'alliances, et dont une mise au point précise a été donnée par Ellenberg (1963 et 1978) pour l'Europe centrale et les Alpes septentrionales :

- les Hêtraies calcicoles, généralement thermophiles et relativement sèches, à sols rendziniformes, situées surtout à la base de l'étage (*Cephalanthero-Fagion*) ;
- les Hêtraies nettement silicicoles, prédominantes elles aussi dans l'étage montagnard inférieur (*Luzulo-Fagion*) ;
- les Hêtraies à Érable sycomore de l'étage montagnard supérieur, plus froides et humides (*Aceri-Fagion*) ;
- enfin les Hêtraies mésophiles, sur sols bruns, et surtout les Hêtraies-Sapinières, formant ensemble le grand groupe du *Galio-Fagion* ; on sépare souvent, dans une alliance de l'*Abieti-Fagion*, les Hêtraies à dominance de Sapin.

Un tableau de classement de ces unités d'après les groupes écologiques d'espèces (indicateurs édaphiques surtout) est donné dans H. Mayer (1974) et reproduit dans

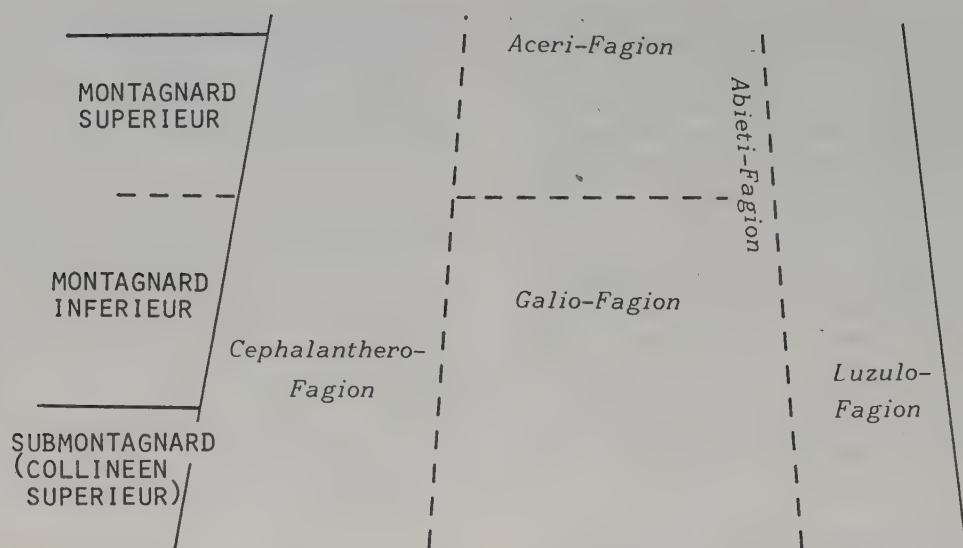


Fig. VII-3. Disposition théorique des principales alliances phytosociologiques des Hêtraies et des Hêtraies-Sapinières. Les trois colonnes verticales équivalent aux trois séries de la Hêtraie mésophile, de la Hêtraie-Sapinière et de la Hêtraie acidophile, respectivement.

Ellenberg (1978) : respectivement tableau 20 et figure 54 de ces auteurs.

b) Les Hêtraies calcicoles-thermophiles

Si ces Hêtraies, qui correspondent sensiblement à l'alliance du *Cephalanthero-Fagion*, semblent très largement représentées dans les Préalpes nord-occidentales du Dauphiné et de la Savoie, où elles forment l'essentiel de ce qui a été appelé "Série mésophile du Hêtre" dans les travaux cartographiques récents sur ces massifs, elles se raréfient par contre lorsqu'on atteint les Préalpes du nord proprement dites, à partir de la Suisse : cette nette décroissance peut être, comme la disparition des Chênaies à Buis dans l'étage collinéen, donnée comme indicateur du passage du secteur delphino-jurassien au secteur que nous avons appelé nord-préalpin (cf. fig. I-31 et IV-15).

Pour le territoire suisse, Ellenberg et Klötzli (1972) ne mentionnent que deux associations : un *Carici-Fagetum* entre 400 et 1.100 m. (donc en partie submontagnard), qui est beaucoup mieux représenté dans le

Jura, où Mor l'avait défini en 1952, que dans les Préalpes ; un *Taxo-Fagetum* un peu plus nettement montagnard, entre 600 et 1.300 m. Plus à l'Est, le *Cephalanthero-Fagion* s'identifie également, d'après Zukrigl (1973), à un *Carici albae - Fagetum* assez polymorphe, comprenant des variantes *seslerietosum*, *molinietosum*, etc., mais toujours assez localisé (Chur, Wienerwald).

Différentes espèces de *Carex* (*digitata*, *flacca*, *montana*) et de *Cephalanthera* (*dama-sonium*, *longiflora*, *rubra*) caractérisent bien ce type de Hêtraie et ses divers faciès, de sorte que les deux dénominations *Carici-Fagetum* et *Cephalanthero-Fagetum* sont pratiquement équivalentes ; toutefois "beide Namen können aber auch falsche Vorstellungen erwecken, wenn sie allzu wörtlich genommen werden", comme le souligne Ellenberg (1978).

c) Les Hêtraies acidophiles

Elles correspondent au *Luzulo-Fagion* et occupent dans les Préalpes nord-orientales une place encore plus discrète que les précédentes. Ainsi en Suisse, elles font défaut dans les Préalpes du Nord et se rencontrent surtout au Sud dans le Tessin. Elles manquent aussi dans les Alpes bavaroises (Seibert,

1968). En Autriche, elles ne prennent quelque importance qu'à partir du Wienerwald (Lang, 1967), en avant-poste des Hêtraies acidophiles de la bordure préalpine orientale. C'est seulement dans cette dernière, en Styrie, puis dans le secteur insubrico-piémontais et dans une partie des Alpes intermédiaires, que nous les retrouverons sous leur plein développement (voir ci-après, en 2).

d) Les Hêtraies et les Hêtraies-Sapinières eutrophes

Ce groupe forme, selon les auteurs, soit une alliance unique *Eu-Fagion*, soit quatre alliances (ou sous-alliances) distinctes :

- *Eu-Fagion* s. str. (ou *Asperulo-Fagion*, ou *Galio odorati -Fagion*), limité aux Hêtraies montagnardes fraîches sur sols bruns (à la différence du *Cephalanthero-Fagion*, dont les sols sont rendziniformes).

- *Abieti-Fagion*, correspondant aux Hêtraies-Sapinières de l'étage montagnard moyen.

- *Aceri-Fagion*, comprenant les Hêtraies et les Hêtraies-Sapinières souvent riches en Épicéa et en hautes herbes, de l'étage montagnard supérieur.

- *Tilio-Acerion*, groupant des forêts mixtes, avec Érable et Tilleul dominants, dans les stations à forte hygrométrie.

Compte tenu du fait que les associations montagnardes à *Acer pseudoplatanus* et *Tilia* sont souvent de faible surface, enclavées dans la Hêtraie-Sapinière, et affines de cette dernière par leur composition et leur écologie, nous les avons incluses ici à titre de groupements spécialisés dans les végétations satellites décrites plus loin.

D'autre part, comme nous l'avons fait remarquer déjà (Ozenda, 1979), le parallélisme entre les associations à Hêtre avec ou sans Sapin décrites dans les travaux classiques est tel que, hormis les Sapinières des Zwischenalpen (*Abietetum*) qui se trouvent en-dehors de l'aire du Hêtre, toutes les autres Sapinières des Alpes ou de l'avant-pays peuvent être aisément intégrées dans une systématique des Hêtraies. Ainsi la comparaison des tableaux ou des listes d'associations que donnent la carte de la végétation de Baden-Württemberg de Müller et Oberdorfer (1974) ou l'ouvrage de Mayer (1974) sur les forêts des Alpes orientales, ou encore celui de Horvat et al. (1974) pour le domaine illyrique, montre à l'évidence que chaque association de Hêtraie-Sapinière possède parmi les Hêtraies un symétrique dont elle n'est en fait qu'un faciès à Sapin.



Fig.VII-4. La Hêtraie hygrophile sur calcaire. La vue est prise dans le massif de la Grande Chartreuse, à l'altitude de 1 000 m environ. Au premier plan, la Hêtraie-Sapinière, ici à forte teneur en Épicéa. Les escarpements calcaires du fond, entre 1 500 et 2 000 m environ, correspondent à l'étage subalpin: sur les replats, série préalpine du Pin à crochets (cf. L. Richard).

Un des meilleurs exemples d'étude détaillée des Hêtraies-Sapinières eutrophes dans les Alpes du Nord est le travail de Bartoli sur la Grande Chartreuse (1962). Ce massif est l'un des plus arrosés (il correspond au maximum de précipitations des Alpes françaises) et les Hêtraies y occupent la majeure partie de l'étage montagnard ; il est très représentatif des Préalpes septentrionales, et de plus l'étude de Bartoli a été faite en relation étroite avec les travaux de J.L. Richard sur les forêts du Jura, chafne dans laquelle ont été décrits beaucoup de types classiques de forêts montagnardes. Bartoli distingue trois groupements qui correspondent plus ou moins à trois niveaux altitudinaux successifs.

1) Une Hêtraie pure (*Fagetum silvaticae typicum*) sur sol de mull ; ce groupement présente un développement optimum vers 700 ou 800 m. et il est remplacé vers 1.000 m. par le suivant. Un faciès à *Allium ursinum* est fréquent. Dans les parties plus rocheuses ou d'exposition Sud, il présente des formes de passage vers les Hêtraies thermophiles qui existent elles aussi dans l'étage montagnard inférieur de Chartreuse.

2) Une Hêtraie à Sapin (*Abieti-Fagetum*) sur sol brun à moder, différant de la précédente par l'abondance de *Luzula silvatica*, d'*Elymus europaeus* et d'un important contingent hygro-sciaphile : les Cardamine du sous-genre *Dentaria* (*C. digitata*, *C. heptaphylla*), *Senecio fuchsii*, *Saxifraga rotundifolia*. L'optimum se situe entre 1.000 et 1.400 m. (fig. VII-4 et VII-5).

3) Une Hêtraie à Érable sycomore et à Épicéa (*Aceri-Fagetum*), sur sol de mull légèrement acide, entre 1.300 et 1.500 m., et contenant des espèces de Mégaphorbiaies (*Adenostyles alliariae*, *Achillea macrophylla*). Plus haut, elle est relayée par une forêt d'Épicéa subalpine.

Bartoli a également observé dans l'étage montagnard de Chartreuse des associations spécialisées qui seront mentionnées plus loin : *Phyllitido-Aceretum*, *Arunco-Aceretum*, *Asplenio-Piceetum*, *Sphagno-Piceetum*.

La composition de l'étage montagnard du massif du Vercors est assez analogue, et

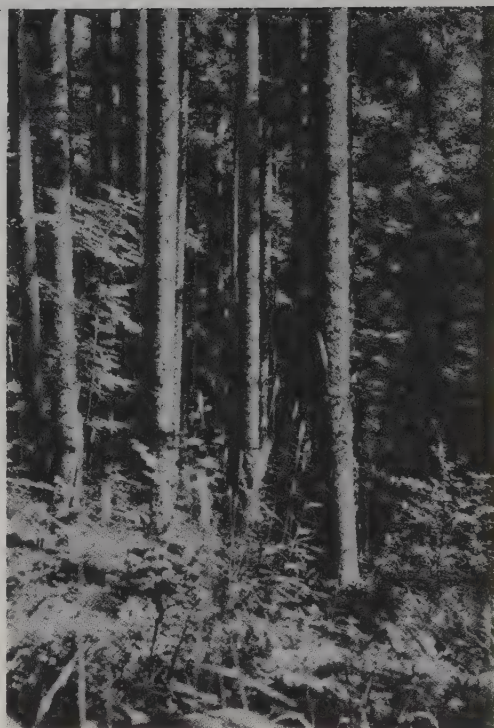


Fig. VII-5. La Hêtraie-Sapinière à Graminées (*Abieti-Fagetum elymetosum*) dans le massif du Vercors, vers 1000 m (cl. Ch. Faure).

Ch. Faure (1968) y a retrouvé tous les groupements précédents, y compris les Hêtraies calcicoles qui ont ici un plus grand développement et les groupements spécialisés.

Dans les Alpes nord-occidentales, les résineux (Sapin et Épicéa) tiennent une place plus importante, aux dépens du Hêtre, de sorte que le niveau inférieur de la Hêtraie pure disparaît et que l'étage montagnard est surtout constitué par une formation assez homogène où l'on peut toutefois distinguer deux sous-étages, le supérieur étant caractérisé par sa richesse en Épicéa. (fig. VII-6)

Les trois niveaux précédents se retrouvent dans l'ensemble des Préalpes suisses et nord-occidentales, et nous renvoyons simplement aux descriptions données dans les ouvrages les plus synthétiques et rappelées dans la figure VII-7.

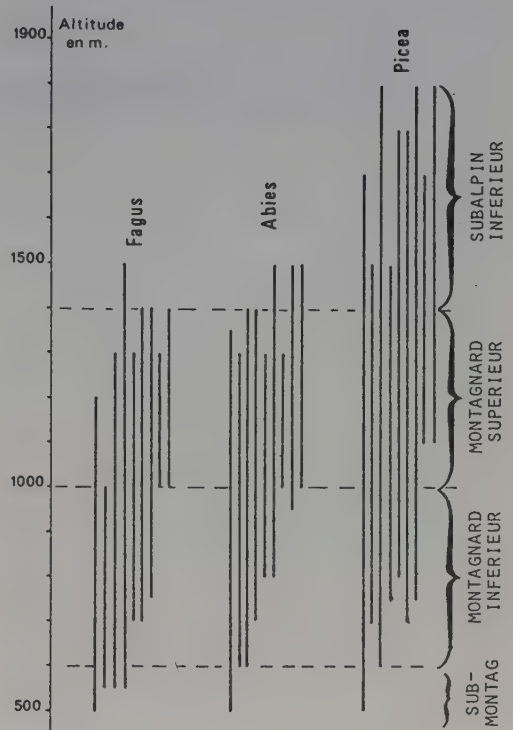
Fig.VII-6. Répartition altitudinale du Hêtre, du Sapin et de l'Epicéa dans neuf forêts de la Haute-Savoie (d'après des chiffres de Bachasson, non publié). La répartition des deux premières espèces est comparable, avec une légère différence quantitative (augmentation de la proportion du Sapin avec l'altitude); mais l'Epicéa pénètre nettement dans le Subalpin inférieur.

2 — LES HÊTRAIES DES RÉGIONS A PRÉDOMINANCE SILICEUSE

a) Dans les Préalpes de Styrie

L'axe siliceux des Alpes orientales s'enfonce ici directement sous les sédiments de la région pannonique, et la chaîne alpine se termine par des Préalpes et un avant-pays de collines où les roches cristallines et gréseuses prédominent. Les Hêtraies appartiennent par suite essentiellement au groupe du *Luzulo-Fagion* dans l'étage montagnard inférieur et des Hêtraies-Sapinières acidophiles dans le Montagnard supérieur.

Zukrigl (1973) a décrit entre 500 et 800 m., dans les massifs de Glein et Koralp, un type à *Calamagrostis arundinacea*, *Pulmonaria styriaca*, *Cytisus supinus*. Wagner (1983) indique la présence de ces Hêtraies acides dans l'ensemble des Préalpes siliceuses bordant



	ELLENBERG et KLÖTZLI 1982	MAYER , 1974	ELLENBERG , 1978
SOUS-ETAGE MONTAGNARD	21 - Aceri - Fagetum	IV-C - Aceri - Fagetum	II - 2 g - Subalpine Bergahorn-Buchenwald
SOUS-ETAGE MONTAGNARD MOYEN	18 und 20 - Abieti - Fagetum 6 und 7 - Galio odorat. - Fagetum	III-B 1 - Adenostylo glabrae Abieti-Fagetum p.p. III-B 2 - Asperulo - Abieti-Fagetum IV-4 - Asperulo - Fagetum	II - 2 f - Montane Tannen-Kalkbuchenwälder II - 3 - Buchenwälder auf reichen bis mittleren Braunerden
SOUS-ETAGE SUBMONTAGNARD	11 und 13 - Aro-Fagetum 12 - Cardamino-Fagetum	II-2 a - Frische Kalkbuchenwälder II-2 b - Bärlauchreiche Kalkbuchenwälder	IV - Lathyro-Fagetum

Fig.VII-7. Principaux types de Hêtraies et de Sapinières calcicoles dans les Préalpes nord-orientales.

la dépression pannonique : Wechsel, Bucklige Welt, Rosalien- et Pohorjegebirge. La forte podzolization des sols, accentuée par la monoculture de l'Épicéa, produit une régression du Hêtre par rapport aux résineux et une certaine convergence avec les Sapinières-Pessières des Alpes intermédiaires.

Cependant des affleurements calcaires importants existent, notamment dans la région de Weiz où Pratl (1971) a décrit des Hêtraies calcicoles thermophiles dans le Montagnard inférieur et des Hêtraies à Épicéa avec Fougères (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas* et *Dr. dilatata*) dans le Montagnard moyen, passant à des Pessières à Érable plus haut.

b) Dans les Préalpes insubrico-piémontaises

Les Hêtraies acidophiles de ce vaste secteur peuvent être partagées en deux groupes, caractérisés respectivement par *Luzula nivea* et par *L. pedemontana* (rappe- lons que l'espèce typique du *Luzulo-Fagion*, *L. albida*, manque dans les Alpes du Sud).

Le premier groupe est bien connu dans le Tessin, où Ellenberg et Klötzli (1972) décrivent, entre 800 et 1.500 m., un *Luzulo niveae-Fagetum* à *Luzula nivea*, *L. silvatica*, *Calamagrostis arundinacea*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*. Ce groupe semble assez répandu dans toute la région insubrienne et probablement aussi dans les Préalpes du Nord du Piémont.

Le second groupe apparaît dans le Piémont méridional, à partir de la latitude de Turin. Sappa et Charrier (1950) ont signalé dans le Val Sangone des digitations de la Hêtraie montagnarde dans la partie supérieure de la Chênaie acidophile à Châtaignier, donnant des faciès à *Vaccinium* et *Deschampsia*, comme aussi au Val Grana (Mondino, 1964). Dans le Val de Suse, Montacchini (1972) a décrit un *Luzulo pedemontanae-Fagetum* et un *Veronico-Fagetum*. La Hêtraie acidophile à *Luzula pedemontana* se poursuit plus au Sud jusque sur le versant Nord du Mercantour et des Alpes ligures (Barbero,

1970 — Bono et Barbero, 1976) et plus loin dans l'Apennin ligure (Oberdorfer et Hoffman, 1967).

c) Dans les autres secteurs

En dehors des deux secteurs précédents, les Hêtraies acidophiles sont très mal représentées car les formations calcaires dominent très largement partout dans les Préalpes. Même les affleurements de flysch de la bordure septentrionale des Préalpes bavaroises portent des Hêtraies-Sapinières eutrophes que Seibert (1968) décrit comme *Galio-Abietetum*. Toutefois sur molasse, grès ou sable, des Hêtraies à Myrtille, à Callune ou à Mélampyre ont été décrites sporadiquement dans le Vercors (Ch. Faure, 1968) ou dans la région de Castellane (Barbero, Lejoly et Poirion, 1977).

Mais il se peut que les Hêtraies acides atteignent un certain développement dans les massifs siliceux de la zone des Alpes intermédiaires si l'on en juge par les observations concernant le Massif de Belledonne en Dauphiné. Celui-ci forme une longue arête d'une cinquantaine de kilomètres, d'orientation NNE—SSW. Son flanc externe, occidental, est encore assez arrosé et la Hêtraie-Sapinière à Épicéa y forme une bande homogène sur tout l'étage montagnard, avec la possibilité de distinguer deux sous-étages suivant la proportion des espèces forestières (fig. VII-8) ; le niveau supérieur, très enrichi en Épicéa, passe progressivement à une Pessière subalpine, elle aussi très bien développée. La situation est assez analogue à celle que représente, dans les Alpes calcaires savoyardes, la figure VII-6. Dans l'étage montagnard supérieur, les groupements à Érable et à hautes herbes sont particulièrement abondants.

Le flanc oriental du même massif appartient déjà nettement aux Alpes intermédiaires, mais on y observe encore, dans la vallée de la moyenne Romanche, des Hêtraies acidophiles sèches, mal étudiées et qui correspondent probablement à un type subxérophile de *Luzulo-Fagion* (Ozenda et al., 1968).

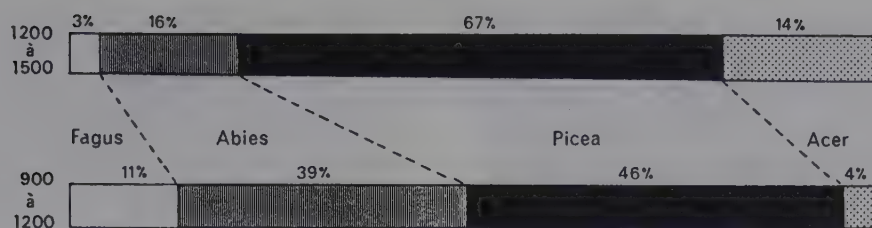


Fig. VII-8. Pourcentages des principales espèces forestières dans les deux sous-étages montagnards du versant occidental de Belledonne, de part et d'autre de l'altitude 1 200m. (d'après des chiffres de Moyroud, in Ozenda et al., 1964).

3 — LES HÊTRAIES DU VERSANT SUD DES ALPES

Ces formations occupent l'étage montagnard de la partie Sud de l'arc alpin, depuis le Dauphiné méridional et la Haute Provence jusqu'à la Slovénie (voir ci-dessus, fig. VII-2), à l'exception des deux grands secteurs à dominante siliceuse de Styrie et de Tessin-Piémont déjà étudiés.

Les substrats calcaires prédominent dans tout l'ensemble. Les paramètres climatiques sont sensiblement les mêmes que pour les formations homologues du Nord des Alpes : températures moyennes annuelles comprises entre 4° et 8° (ce qui suppose un léger relèvement des limites altitudinales, comprises ici entre 800 et 1.500 m. environ), précipitations partout supérieures à 1 m. (sauf en Moyenne Provence, où n'existent d'ailleurs que des Hêtraies appauvries).

On décrira essentiellement les végétations climaciques, les autres stades étant mal connus. Parmi ces formations climaciques, on retrouve les principaux types écologiques caractéristiques des Hêtraies et des Hêtraies-Sapinières du centre de l'Europe, c'est-à-dire les divisions classiques du *Fagion* (fig. VII-3), mais les types calcicoles prédominent, et surtout on voit apparaître des groupements spéciaux à ces régions, différant sensiblement de ceux du bord septentrional de la chaîne en raison des pénétrations subméditerranéennes et illyriques. Ces groupements spéciaux étant assez variables d'un secteur à l'autre, une étude par régions s'impose ici.

a) Dauphiné du Sud et Haute-Provence

1) Les Hêtraies et les Hêtraies-Sapinières des Alpes du Nord, qui sont typiques dans le Dauphiné septentrional (voir ci-dessus, 1d, Chartreuse), tendent à disparaître au Sud de Grenoble : on les rencontre encore bien développées dans le Vercors et le Dévoluy, et leurs derniers témoins s'observent dans les régions de Die et de Gap. Plus au Sud, ces forêts du type *Eu-Fagion* s.l. tendent à se localiser dans l'étage montagnard supérieur. Les plus hygrophiles appartiennent, à partir du Sud-Est de la Drôme et de l'Ubaye, à une forme méridionale caractérisée par *Troschischantes nodiflorus* et *Geranium nodosum* (*Troschischantofagetum* de Braun-Blanquet), qui se poursuit vers les Alpes maritimes et se raccorde à des formations analogues de l'Apennin septentrional (Gentile, 1974) ; une partie des Sapinières des Alpes intermédiaires de cette région se rapproche aussi de ce type. D'autres Hêtraies (fig. VII-9), que nous avons appelées *mésohygrophiles* (Ozenda, 1966), sont représentées par une association à *Calamintha grandiflora*, observée des Baronnies jusqu'au versant Nord du Ventoux (Gobert et Pautou, 1969) et de la Montagne de Lure (Mathon, 1952).

Les Hêtraies à *Calamintha grandiflora* sont probablement très répandues dans les Alpes sud-orientales et jusque dans les Dinarides. L'aire de l'espèce caractéristique s'étend elle-même des Pyrénées orientales aux Balkans, avec des stations isolées en Asie sud-occidentale. Vers le Nord, des avant-postes (ou stations-reliques ?) de Hêtraies et Hêtraies-Sapinières à *Calamintha grandiflora* ont été observés dans l'Oberland bernois (Müller et Wegmüller, 1982).

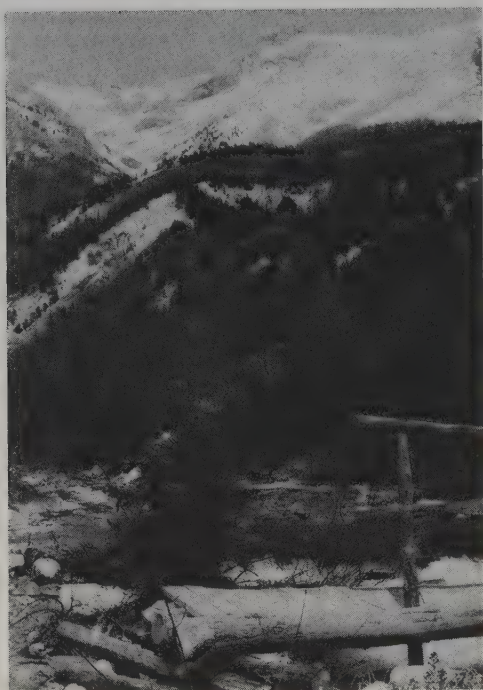


Fig. VII-9. Hêtraies mésohygrophiles dans le Dauphiné du sud. A gauche, Hêtraie mésohygrophile à Sapin dans le Dévoluy; au fond, le pic de Bure de 1720 m. A droite, Hêtraie mésohygrophile à *Calamintha grandiflora*, près du col d'Ornon dans le massif du Taillefer, entre 1200 et 1500 m (cl. P. Ozenda).

2) Dans l'étage montagnard inférieur apparaissent des Hêtraies plus sèches, à Buis et à Lavande (*Buxo-Fagetum*, *Buxo-Abieti Fagetum*) : ainsi sur le versant Nord du Mont Ventoux, entre 900 et 1.100 m. d'altitude, des Hêtraies à *Buxus*, à *Taxus*, à *Brachypodium pinnatum* et *Sesleria varia*, des Sapinières à *Buxus* (Barbero et coll., 1978). On peut en faire une sous-alliance spéciale, le *Buxo-Fagion* (Barbero et Quezel) ou plus simplement, suivant Allier et Bresset (1980) une race subméditerranéenne du *Cephalanthero-Fagion*. Parmi les groupements les plus caractéristiques figure une Hêtraie à *Androsace chaixii*, que l'on retrouve des Préalpes de Valence (Bannes-Puygiron) à celles de Grasse (Chouard, 1950). Par dégradation, ces Hêtraies sèches passent à des landes à Buis et Amelanchier ou à arbustes épineux (*Juniperus*, *Berberis*,

Crataegus), puis à des pelouses à *Brachypodium pinnatum*, *Festuca duriuscula*, *Koeleria*, c'est-à-dire à des formes de dégradation voisines de celles de la Série mésophile du Pin sylvestre, avec laquelle elles sont en contact dans une partie de leur aire.

Plus au Sud encore, se retrouvent sporadiquement des Hêtraies de composition très appauvrie : Haut-Vauchuse (Tomaselli, 1949), Lubéron (Molinier, 1963), Haut-Var, chaînons provençaux. Toutefois une Hêtraie rélictuelle assez riche s'est maintenue dans le massif de la Sainte-Baume, non loin de Marseille (Molinier, 1958) et paraît même progresser légèrement (Bonin et al., 1983).

Pour un exposé plus détaillé sur l'ensemble de ces Hêtraies de Haute-Provence, se reporter à Ozenda, 1966 et 1982.

b) Alpes maritimes et ligures

Les Hêtraies et Hêtraies-Sapinières de cette région sont séparées des précédentes à la fois par la haute chaîne et par le hiatus du Hêtre dans les Préalpes niçoises. Elles sont très développées sur le versant piémontais et beaucoup plus réduites par contre sur le versant sud.

Sur le versant Nord (piémontais), elles appartiennent surtout à un type hygrophile à *Cardamine* sg. *Dentaria*, où apparaissent localement des espèces orientales (*C. polyphylla*) ; sur le versant Sud, elles se rapprochent plutôt des Hêtraies à *Calamintha grandiflora* et passent progressivement, dans le Montagnard inférieur, à des Hêtraies à *Ostrya*. Sur sols pauvres, ces types peuvent l'un et l'autre se dégrader en associations du *Cephalanthero-Fagion*, notamment Hêtraies à Lavande, ou du *Luzulo-Fagion* (avec dans ce cas l'endémique *Luzula pedemontana*), suivant que la roche est

calcaire ou siliceuse (Barbero, 1970). Dans les Préalpes niçoises, où le Hêtre fait presque complètement défaut, le *Fagion* n'est représenté que par des groupements de faible étendue et probablement relictuels, quoique de composition riche : la remarquable Hêtraie de la Cabanette, isolée à 20 km seulement de la mer et à 1.300-1.400 m. sur un éperon rocheux gréseux (Ozenda, 1954 et 1966), et la partie inférieure de certaines Sapinières (Barbero et Bono, 1970 — Bresset, 1975).

Au total, on retrouve à quelques modifications près les grands types de Hêtraies classiques des Alpes du Nord (fig. VII-10).

c) Sous-secteur gardésan

Ici encore s'observent les trois grands types, décrits notamment dans le massif du Mont Baldo par Gerdol et Piccoli (1982). Les Hêtraies acidophiles sont relativement rares, mais les Hêtraies submontagnardes thermophiles riches en *Ostrya* (*Ostryo-*

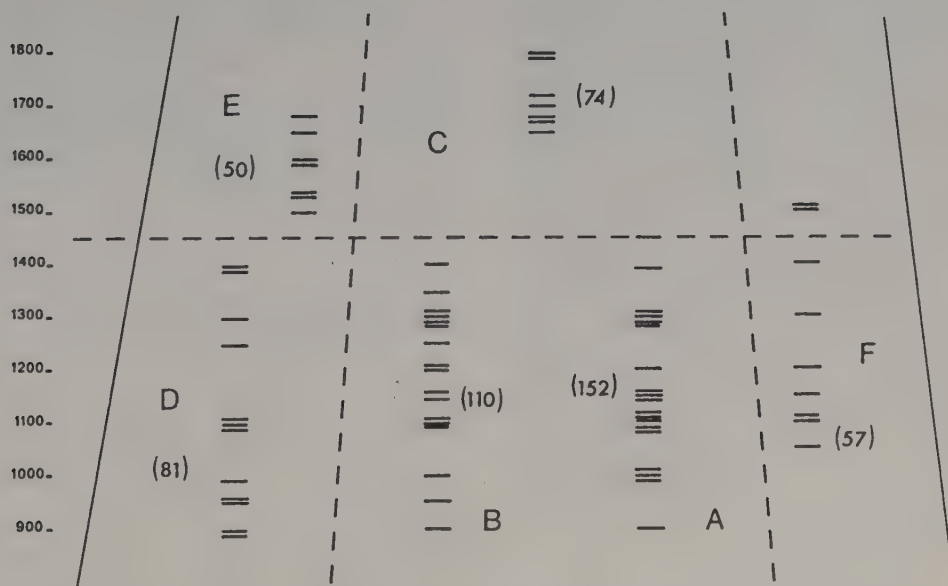


Fig. VII-10. Disposition écologique des Hêtraies des Alpes maritimes et ligures : la situation est très analogue au cas général représenté par la figure VII-3. Ici le tableau est établi d'après des données de Barbero, 1970, relatives à des Hêtraies des Alpes maritimes et à quelques Hêtraies des Alpes ligures et de Haute-Provence (Hêtraies-Sapinières non comprises). A, *Dentario-Fagetum*; B, *Anemono-Fagetum*; C, *Aceri-Fagetum*; D, *Cephalanthero-Fagetum*; E, Hêtraies calcicoles d'altitude; F, *Luzulo-Fagetum*. Les traits représentent les altitudes des relevés. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre total d'espèces de chaque association : richesse des Hêtraies eutrophes à *Dentaria*; appauvrissement avec l'altitude ou avec les conditions édaphiques particulières.

Fagetum) et les Hêtraies-Sapinières affectent une disposition régulière en deux bandes parallèles au bord de la chaîne (3c et 3d, fig. VII-2).

1) Les Hêtraies submontagnardes

Elles sont comprises entre 800 et 1.100 m., mais peuvent descendre jusqu'à 500 m. dans des vallons. Il s'agit en général de formations arbustives sur sols peu profonds, dans lesquelles le Hêtre est traité en taillis et associé à *Ostrya*, à *Fraxinus ornus* et à de nombreuses espèces arbustives remontées du Collinéen. La strate herbacée est caractérisée par la constance de *Carex alba*, accompagné de *Sesleria varia*, *Polygala chamaebuxus*, *Cephalanthera damasonium* et d'un lot d'espèces de distribution orientale : *Epimedium alpinum*, *Anemone trifolia*, *Erica herbacea*, *Clematis recta*, *Plagiochila asplenoides* caractérise la strate muscinale.

2) Les Hêtraies eutrophes

Elles sont du type *Dentario-Fagetum* et constituent des peuplements arborés bien développés, sur sols humo-carbonatés ; le Hêtre prédomine, l'enrésinement en Sapin et Épicéa étant généralement faible. La strate arbustive est mal représentée ; les espèces thermophiles précédentes font défaut et sont remplacées par *Lonicera nigra* et *L. alpigena*. La strate herbacée est typique de l'*Asperulo-Fagion* : *Galium odoratum*, *Adoxa moschatellina*, *Dentaria pentaphyllos*, *D. bulbifera* et *D. enneaphyllos*, cette dernière étant une différentielle par rapport aux Hêtraies plus occidentales à *D. heptaphyllos*. Des faciès hygrophiles sont représentés par les grandes Fougères habituelles (*Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*, *Polystichum aculeatum*) et par de hautes herbes (*Senecio fuchsii*, *Ranunculus platani-folius*, *Adenostyles glabra*, etc.).

3) Les Hêtraies acidophiles

Elles sont limitées à des dépôts morainiques donnant des sols argileux, en versant Nord surtout, et se rattachent au *Luzulo-Fagion*, mais avec ici *Luzula nivea* et non

L. albida comme au Nord de la chaîne. Des *Vaccinium* et des *Pirolas* confirment l'acidité. *Larix decidua* est fréquent.

d) Sous-secteur illyrique

Plus à l'Est, dans les Alpes carniques et juliennes, la composition se modifie sensiblement par l'apparition d'un contingent important d'espèces illyriques. Celles-ci sont présentes déjà dans les Hêtraies mésophiles des Karawanken (Aichinger, 1933), où elles sont représentées par *Helleborus niger*, *Anemone trifolia*, *Hacquetia epipactis*, *Cardamine trifolia*, *Lathyrus ochraceus*, *Symphytum tuberosum*. Dans ce massif se retrouvent les types écologiques habituels : Hêtraies acidophiles à *Vaccinium myrtillus* sur silicates, thermophiles à *Ostrya*, méso-philés à *Galium odoratum* et *Dentaria*.

Dans les Alpes slovènes, le contingent illyrique précédent s'enrichit de *Lamium orvala*, *Euphorbia carniolica* et d'autres espèces qui annoncent les Hêtraies nord-dinariques auxquelles on passe progressivement. Marinček (1981) a décrit un *Lamium orvalae* - *Fagetum prealpinum* qu'il divise en cinq sous-associations, mais admet que, mise à part la présence des espèces illyriques, il n'y a pas de différence, ni floristique ni écologique, avec les Hêtraies médioeuropéennes.

4 — LES FORMATIONS NON CLIMACIQUES

Les groupements herbacés et arbustifs de l'étage montagnard humide sont le plus souvent transitoires, en raison de la puissance de colonisation de la forêt. Ce sont des groupements arbustifs à *Corylus* ou, sur sol siliceux, à *Sarothamnus*, et des pelouses à *Arrhenatherum* et à *Trisetum* essentiellement.

Avec l'altitude croissante, le raccourcissement de la période végétative, l'augmentation des précipitations et la diminution des façons culturales réduisent la capacité de concurrence de *Arrhenatherum elatius* et de

ses espèces compagnes. Toutefois elles peuvent s'élever jusque dans le Montagnard moyen : ainsi un *Arrhenatheretum elatioris*, forme de substitution du *Melico-Fagetum*, a été décrit dans les Préalpes fribourgeoises par Berset (1969).

Des pelouses sèches du *Mesobrometum* ont été également signalées dans la même région par cet auteur, ainsi que des groupements plus mésophiles : *Phleo-Leontidetum*, *Lolio-Plantaginetum*.

Les divers groupements à *Trisetum flavescens* remplacent progressivement les formations précédentes à partir du Montagnard moyen. Différentes associations en ont été décrites : *Poo-Trisetetum*, *Geranio-Trisetetum*, *Rumici-Trisetetum*. A partir du Montagnard supérieur apparaît l'alliance du *Polygono-Trisetetion* caractérisée par *Polygonum bistorta*, pénétrant dans le bas de l'étage subalpin et elle aussi polymorphe (*Polygono-Trisetetum*, *Astrantio-Trisetetum*).

5 — LES VÉGÉTATIONS SATELLITES DE LA HÊTRAIE

Nous réunissons ici un certain nombre de formations arborées, floristiquement et écologiquement très différentes les unes des autres, mais qui se trouvent sous forme de groupements spécialisés en enclave dans le domaine des Hêtraies. La plupart étant des groupements franchement hygrophiles, on les rencontre surtout dans le secteur des Préalpes du Nord et en second lieu dans les parties les plus humides des Préalpes du Sud, comme le Tessin et la Lombardie.

a) Les "forêts de gorge" (*Schluchtwälder*)

On groupe ordinairement sous cette dénomination un ensemble hétérogène d'associations qui se développent dans des situations écologiques où l'humidité atmosphérique est élevée : vallons encaissés, ubacs très fréquemment brumeux. La complexité et même la confusion de la nomenclature sont à la mesure de cette hétérogénéité : de nombreux *Tilio-Fagetum*, *Aceri-Tilietum*,

Aceretum, *Aceri-Fraxinetum*, etc., avec une foule de sous-associations et de variantes, ont été décrits et présentent tous les intermédiaires entre eux.

Parmi les associations bien caractérisées (Chartreuse, Bartoli, 1962) se retrouvent des Erablaies à Scolopendre (*Phyllitido-Aceretum*) et à Aruncus (*Arunco-Aceretum*). Dans une partie du Submontagnard bavarois, un *Aceri-Fraxinetum* remplace la Hêtraie (Seibert, 1969). Au Tessin, Heiselmayer (1969) a étudié les forêts à Tilleul et décrit par exemple un *Luzulo niveae-Tilietum aceretosum*.

b) Les groupements de stations froides sur blocs

Le plus typique est l'*Asplenio-Piceetum* à *Asplenium viride* (*Subalpine Karbonat-Block-Fichtenwald mit Strichfarn*). Cette association est très fréquente dans l'étage montagnard supérieur, typiquement sur calcaire mais parfois sur silice avec une composition un peu différente, et remonte souvent dans la série subalpine de l'Épicéa. Dans les Alpes bavaroises a été décrit un faciès d'altitude à *Betula carpatica* var. *tortuosa* dans lequel le Pin mugo et le Rhododendron peuvent pénétrer.

Le substrat de ces forêts sur blocs est souvent le siège d'une circulation d'air froid descendant qui peut provoquer la présence de glace dans le sol. Ce phénomène est fréquent dans des stations encaissées à inversion de température. On connaît ces forêts sur sol glacé jusque dans les Alpes du Sud, par exemple dans le Dévoluy où un bois de Pin sylvestre, à 1.000 m. d'altitude seulement, se signale par l'exubérance d'un tapis de Lichens subalpins.

c) Les tourbières et forêts à Sphaignes (fig. VII-11)

Des groupements forestiers à Sphaignes sont fréquents dans tout l'étage montagnard, mais toujours sous forme de placages de faible surface ; ils sont encore mal étudiés.



Fig.VII-11. Les enclaves à tourbières dans l'étage montagnard. En haut, une haute tourbière à Sphaignes, le lac Luitel, altitude 1 200 m, dans le massif cristallin de Belledonne (Isère). La tourbière s'est formée par colmatage d'un petit lac circulaire dont une partie encore libre est visible au centre du cliché; autour de cette nappe d'eau, la tourbière forme un anneau dans lequel croissent des Pins à crochets (de petite taille malgré leur âge de l'ordre d'une centaine d'année, du fait des mauvaises conditions de sol). Autour de la tourbière, forêt de moyenne montagne à Hêtre, Sapin et Epicéa (cl. P. OZENDA). En bas, Pessière à Sphaigne (*Sphagnopiceetum*) en Vercors, vers 1 300 m (cl. Ch. Faure).

Le seul bien connu, mais probablement très hétérogène, est le *Sphagno-Piceetum* ; il est intermédiaire entre l'*Asplenio-Piceetum* et les groupements de hautes tourbières proprement dits avec lesquels il peut avoir en commun *Pinus uncinata* ou *P. mugo*, *Rhododendron ferrugineum*, *Listera cordata* : il se produit une convergence des conditions thermiques entre les sols de tourbières, froids en raison de l'inertie calorifique de l'eau, et les sols sur gros blocs refroidis par l'effet des courants d'air dans leur substratum. Un *Sphagno-Piceetum montanae* (Montagnard supérieur et en partie Subalpin) a été décrit par Ellenberg et Klötzli (1972).

Les hautes tourbières proprement dites sont surtout abondantes dans la zone des Hêtraies des Préalpes nord-orientales, plus rares ailleurs. La plus méridionale de la chaîne est celle du Lac Luitel dans le Dauphiné (fig. VII-11). Ces hautes tourbières sont remarquables par la présence d'espèces froides descendues de l'étage subalpin et aussi par celle de reliques glaciaires. Des descriptions ont été données par Oberdorfer (1964), Wagner (1975), Hohenstatter (1972)

et un historique de leur étude par Gams (1967).

d) Les pinèdes sylvestres édaphiques

Dans les Alpes nord-orientales, le Pin sylvestre ne constitue pas une formation climacique mais il se localise sur les sols les plus pauvres, notamment sur les affleurements de dolomies.

Bien que ces Pinèdes sylvestres soient considérées par les auteurs allemands et autrichiens comme des groupements spécialisés azonaux, on peut dans une certaine mesure les rattacher à la série mésophile du Pin sylvestre avec lesquels ils présentent une indiscutable parenté (voir plus loin, D-3).

Des associations analogues ont été décrites en Suisse, également sur sols pauvres : *Cephalanthero-Pinetum* (Schweingruber, 1973), *Molinio-Pinetum* dans lequel le Hêtre est éliminé parce que le sol marneux du groupement est trop siccatif et trop peu profond (Roth, 1979).

D — L'étage montagnard interne

Par suite d'un effet de continentalité, qui détermine une augmentation relative des températures dans les vallées internes (voir fig. I-18), les limites d'étages sont elles-mêmes exhaussées dans les Alpes intermédiaires et internes ; de sorte que l'on peut observer dans les vallées le plus continentales la remontée du Collinéen jusqu'à 1.000 m. d'altitude et parfois davantage, et celle du Montagnard jusqu'à 1.900 m., en exposition sud du moins.

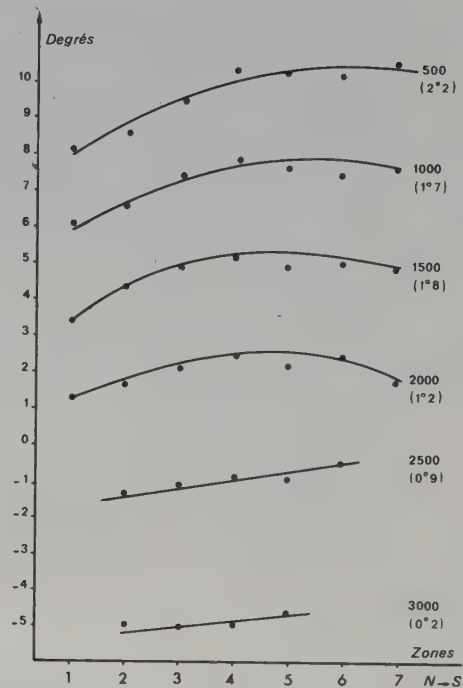
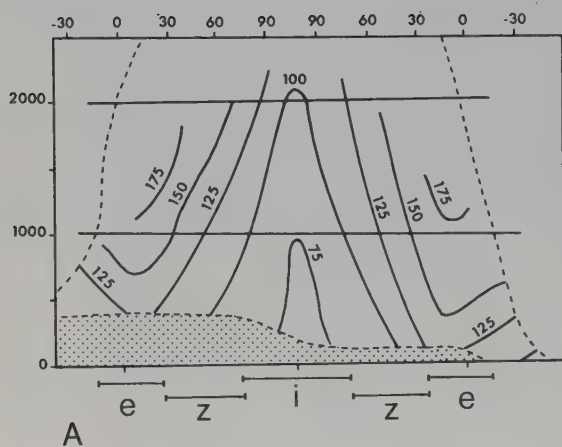
La figure VII-12 indique quelques particularités climatologiques de l'étage montagnard interne et notamment les raisons pour lesquelles, tandis que la continentalité thermique est générale tout le long de l'axe interne, la continentalité hydrique est beaucoup plus marquée dans les Alpes sud-occidentales que partout ailleurs.

Les groupements végétaux qui occupent l'étage montagnard interne peuvent être

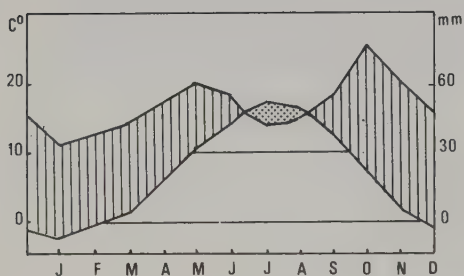
répartis en quatre formations, que nous avons désignées sous le nom de Série interne du Sapin, Série interne de l'Épicéa, Série mésophile du Pin sylvestre et Série xérophile du Pin sylvestre ; les climax de ces quatre séries correspondent aux quatre associations désignées en phytosociologie respectivement sous les noms de *Abietetum*, *Piceetum montanum*, *Erico-Pinetum* et *Ononido-Pinetum*.

Les sols de l'étage montagnard interne en relation avec les divers types de végétation ont été décrits par Braun-Blanquet (1962), Bartoli (1967), Gensac (1977), Cadel (1982).

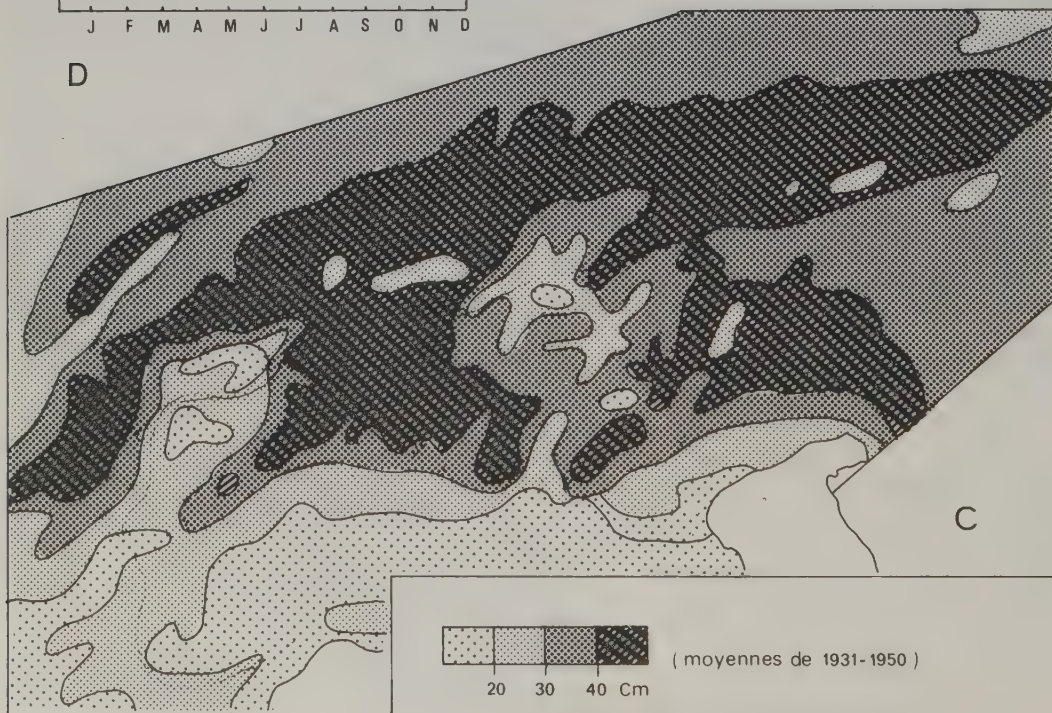
Ainsi qu'il a été exposé plus haut, chapitre IV, la disposition géographique de ces quatre formations peut être résumée schématiquement de la manière suivante, qui se trouve rappelée ici dans la figure VII-13.



B



D



C

1) Dans la partie centrale de la chaîne alpine, entre deux lignes transversales correspondant sensiblement au méridien $12^{\circ}5'$ à l'est (ligne Chiemsee-Venezia) et au 45e parallèle à l'ouest (ligne Valence-Turin), on peut distinguer quatre niveaux de continentalité concentriques : le premier (Préalpes) est constitué par le domaine externe des Hétraies, le second (dit Alpes intermédiaires ou Zwischenalpen) est occupé par l'*Abietetum*, le troisième (axe intra-alpin proprement dit) par le *Piceetum montanum*, les vallées les plus sèches de cet axe représentant un quatrième niveau de continentalité dans lequel la série xérophile du Pin sylvestre se juxtapose ou se substitue à celle de l'Épicéa.

2) Au sud du 45e parallèle, c'est-à-dire dans les Alpes sud-occidentales, la sécheresse estivale, liée à une remontée vers le nord du régime subméditerranéen, élimine presque complètement le Sapin et l'Épicéa ; la zone des Alpes intermédiaires est occupée par la série mésophile du Pin sylvestre et la zone intra-alpine, qui présente ici son maximum absolu de continentalité dans la chaîne, par la série xérophile du Pin sylvestre.

Le passage de la partie 1 ci-dessus à la partie 2 se fait assez brusquement au niveau des trois vallées de la Tarentaise, de la Maurienne et du Briançonnais, comme il a été exposé plus haut au chapitre IV-D.

3) Aux deux extrémités de la chaîne, la structure est plus simple ; l'axe est beaucoup moins continental et les formations les plus xériques font défaut :

— à l'est du 13e méridien environ, les trois premiers niveaux de continentalité existent seuls, le passage de l'un à l'autre étant d'ailleurs très progressif ; les Pinèdes xérophiles manquent ;

— dans les Alpes maritimes, nettement plus humides que le reste des Alpes sud-occidentales, Sapins et Épicéas reparaissent et la situation rappelle, sous l'aspect toutefois de groupements vicariants, celle des Alpes centrales.

Enfin la figure VII-14 résume les relations écologiques et biogéographiques des séries de l'étage montagnard par rapport aux quatre niveaux de continentalité et aux grandes zones de la chaîne alpine.

Fig. VII-12. Climatologie de l'étage montagnard interne (A, B, C, d'après Fliri; D, d'après Braun-Blanquet).

A, Répartition des précipitations en fonction de l'altitude et de la situation par rapport à l'axe de la chaîne. Fliri a partagé la chaîne des Alpes orientales, à la longitude du Tyrol, en neuf bandes de trente kilomètres de largeur environ, suivant les chiffres indiqués ici à la partie supérieure du graphique et qui correspondent aux distances kilométriques par rapport aux bords de la chaîne. Les courbes indiquent les isohyètes, en centimètres de précipitations annuelles. On voit, d'après le tracé de l'isohyète 75 cm, que la sécheresse intra-alpine extrême est limitée aux vallées de l'étage montagnard, mais qu'en altitude cette plage de xéricité tend à disparaître et qu'à partir de 2000 m les précipitations sont partout supérieures à 1m par an, ce qui explique que les différences biogéographiques entre Préalpes et Alpes internes s'atténuent au niveau de l'étage subalpin.

B, Répartition des températures moyennes annuelles en fonction de l'altitude dans les neuf mêmes bandes, d'après des chiffres de Fliri: à droite, entre parenthèses et sous l'indication de l'altitude, est donnée la différence entre la moyenne de températures dans les Préalpes du nord et dans l'axe intra-alpin; on voit que cette différence est relativement élevée, de l'ordre de 2° , pour les altitudes comprises entre 500 et 1500 m environ, ce qui explique que la limite supérieure des étages collinéen et montagnard se situe 300 à 400 m plus haut dans les vallées internes que dans les Préalpes; par contre, cette différence thermique s'atténue en haute montagne, de sorte que la translation altitudinale des limites devient négligeable pour l'étage alpin.

C, Somme des précipitations des trois mois d'été. On voit ici que les Alpes centrales et orientales sont nettement favorisées par rapport aux Alpes occidentales et surtout à la partie sud de celles-ci. Dans le Briançonnais par exemple la sécheresse générale de l'axe intra-alpin s'ajoute à la sécheresse estivale de type méditerranéen, comme le montre le diagramme pluviothermique de Briançon (D).

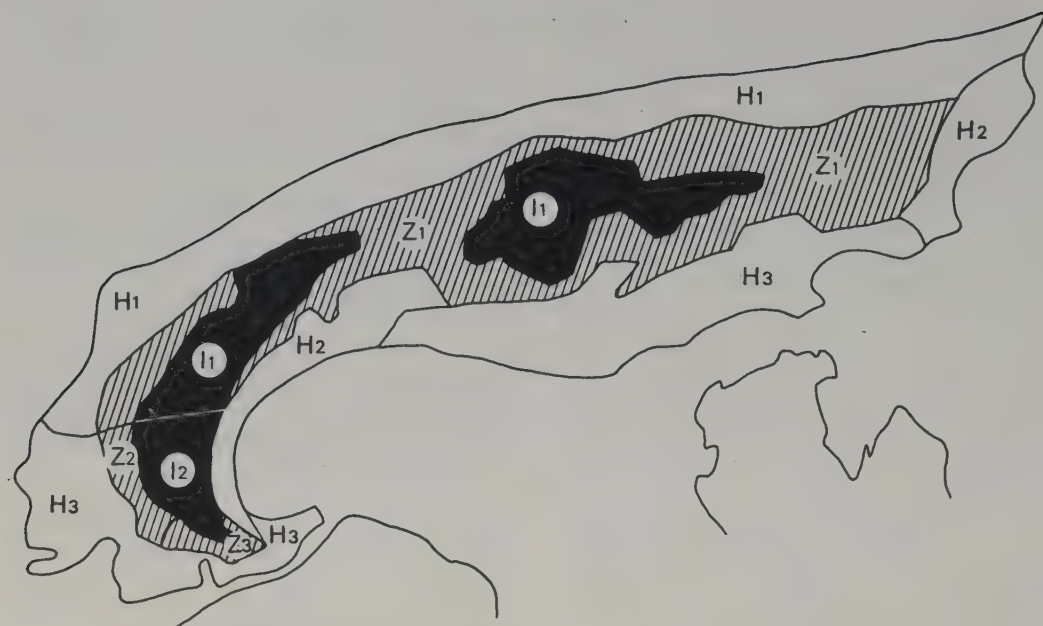


Fig.VII-13. Répartition des grands types de végétation de l'axe intra-alpin. En noir, les pôles de continentalité; en I1 domine la série interne de l'Epicéa avec, dans les vallées les plus sèches, la série interne du Pin sylvestre; celle-ci devient à son tour dominante en I2. En hachures, les Alpes intermédiaires: Z1, Dominance de la série interne du Sapin, Z2, Dominance de la série mésophile du Pin sylvestre; Z3, Cas particulier du secteur préligure (voir le texte). H, Les Préalpes où domine le complexe des Hêtraies: H1, Hêtraie calcicole des Préalpes du nord; H2, Hêtraie silicicole; H3, Hêtraie calcicole des Préalpes du sud.

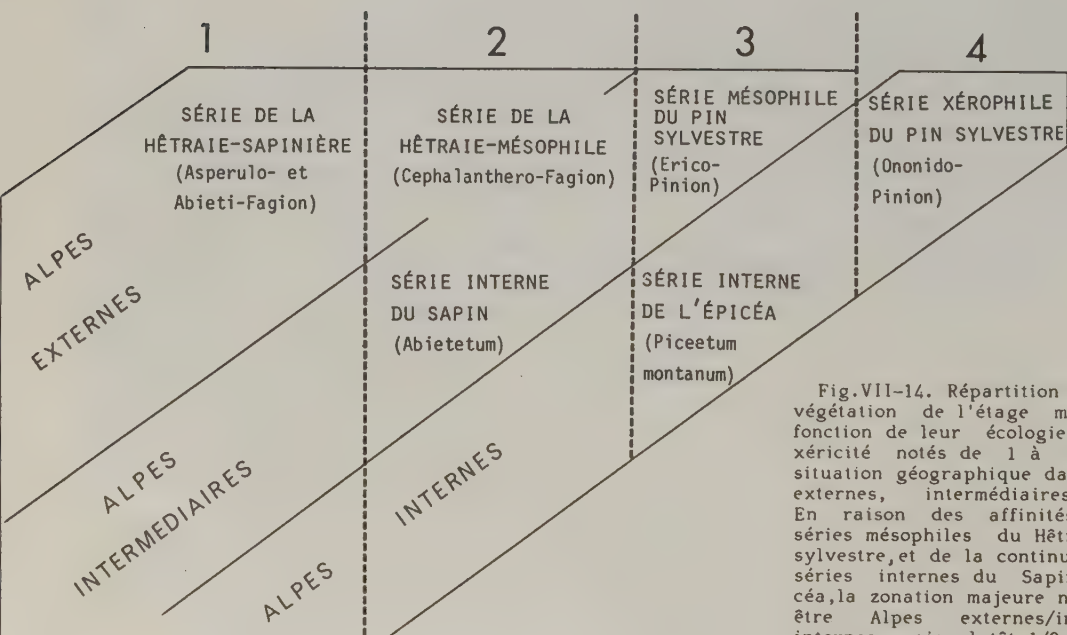


Fig.VII-14. Répartition des séries de végétation de l'étage montagnard en fonction de leur écologie (niveaux de xéricité notés de 1 à 4) et de leur situation géographique dans les Alpes: externes, intermédiaires et internes. En raison des affinités entre les séries mésophiles du Hêtre et du Pin sylvestre, et de la continuité entre les séries internes du Sapin et de l'Epicéa, la zonation majeure ne paraît pas être Alpes externes/intermédiaires internes, mais plutôt 1/2-3/4.

1 — SÉRIE INTERNE D'*ABIES ALBA*

Les groupements forestiers de cette série sont des sapinières ou, plus fréquemment, des forêts mixtes de Sapin et l'Épicéa (Sapinières-Pessières), enrichies en Épicéa par l'action humaine et que toutes les transitions relient aux Pessières pures de la zone intra-alpine. Le Hêtre, lorsqu'il est encore présent (sur calcaire davantage que sur silice) présente une abondance et une vitalité réduites par les extrêmes de température du climat subcontinental (notamment les gelées tardives) et par la moindre humidité ; sa persistance sporadique est probablement le reste d'une pénétration plus grande, vers l'axe de la chaîne, de la Hêtraie-Sapinière au Subatlantique. A son tour, la Sapinière interne peut déborder la zone intermédiaire et se rencontrer localement au cœur de la zone intra-alpine la plus continentale (Vintschgau, Briançonnais) ; Kerner interprète cette présence comme également relictuelle.

La Sapinière interne, individualisée par Kuoch (1954) dans les Alpes Suisses et dénommée *Abietetum albae*, a fait l'objet ensuite d'études détaillées dans l'ensemble des Alpes orientales par Mayer (1963) et par Mayer et Hofmann (1969). L'*Abietetum* se développe à toute exposition, mais avec une préférence pour les versants nord ; son optimum se situe dans l'étage montagnard moyen, entre 800 et 1.300 m., et il peut se rencontrer aussi bien sur silice que sur roche carbonatée. Son cortège floristique ne comporte pas de véritable caractéristique et présente une composition intermédiaire qui juxtapose deux groupes écologiques : une partie des espèces des Hêtraies-Sapinières externes et une partie de celles des Pessières internes, l'importance relative de ces deux contingents variant avec l'altitude, l'exposition, le sol.

Dans les Alpes orientales, où se trouve la partie principale de l'aire de l'*Abietetum*, Mayer (1974) a distingué vingt-six variantes qu'il répartit en trois sous-associations :

a. *Luzulo-Abietetum*, sur silicate, à sol de moder partiellement podzolisé, à prédo-

minance d'Épicéa, pauvre en espèces du *Fagion* ;

b. *Oxali-Abietetum*, type de caractère intermédiaire, sur sols bruns à mull-moder, à strate herbacée et muscinale plus riche ;

c. *Adenostylo glabrae-Abietetum*, sur calcaire ou dolomite donnant des rendzines ou des sols chatains, avec fréquence du Hêtre et de ses espèces compagnes.

En Haute-Savoie et dans le Val d'Aoste (Richard et Pautou, 1983), ainsi que dans le Nord de la Savoie (Gensac, 1967), la Sapinière interne est mal individualisée ; par suite des traitements sylvicoles, l'Épicéa se trouve largement dominant et même, comme dans la région de Chamonix, presque exclusivement. Mais la série présente à nouveau un très beau développement dans la moyenne Maurienne où Bartoli (1967) y distingue plusieurs faciès :

a. sur roche-mère nettement siliceuse (schistes et grès du Houiller) un type acidophile à Myrtille, avec deux caractéristiques locales, *Festuca flavescens* et *Saxifraga cuneifolia* ;

b. sur schistes lustrés, un type moyen, à prédominance d'espèces de mull-moder ;

c. sur roche-mère carbonatée, un type calciphile avec *Carex alba*, *Sesleria varia*, *Polygala chamaebuxus*, *Calamagrostis varia*, faisant transition vers les Pinèdes à Erica ;

d. un faciès d'altitude, à hautes herbes, à la lisière supérieure.

Les trois premiers types correspondent sensiblement aux trois sous-associations définies par Mayer ; on pourrait aussi être tenté de voir, dans ces quatre faciès de Bartoli, une diversification transposant à l'intérieur des Sapinières les alliances fondamentales du *Fagion*, mais l'amplitude écologique est ici beaucoup moins grande et les compositions floristiques beaucoup plus voisines qu'entre les différentes alliances des Hêtraies.

Des sapinières internes ont été décrites également dans le Briançonnais (Cadel et Gilot, 1963) et l'Embrunais (Aubert et al., 1965). Dans la partie ouest (provençale) des Alpes maritimes (Préalpes de Grasse) des formations mixtes à Pin sylvestre et à Sapin, où ce dernier est peut-être l'espèce climacique, ont été rapportées à un faciès de la série mésophile du Pin (voir ci-après).

Enfin dans la partie centrale des Alpes maritimes les Sapinières forment, depuis la région de Puget-Théniers jusqu'à la Vallée de la Roya, d'importants peuplements de très belle venue, désignés localement sous le nom de "Bois noir" et qui représentent certainement une race géographique méridionale de l'*Abietetum* (Ozenda, 1966), avec un lot d'espèces différentielles par rapport à la forme principale de la série (*Trochischantes nodiflorus*, *Galium silvaticum*, *Luzula pedemontana*, *Aquilegia atrata*, *Phyteuma halleri*) ; leur étude détaillée a été faite par Barbero et Bono (1970) et par Bresset (1975).

2 — SÉRIE INTERNE DE *PICEA ABIES*

Du point de vue biocénotique, les groupements forestiers de cette série ne peuvent guère être caractérisés que d'une manière négative par leur appauvrissement vis-à-vis des groupements à *Épicéa* des zones intermédiaire et externe.

Pauvreté de la strate arborée d'abord : la continentalité à la fois hydrique et thermique des parties les plus intérieures de la chaîne exclut bien entendu toute présence, même locale, du Hêtre et élimine presque totalement le Sapin : l'*Épicéa* demeure seul, accompagné éventuellement de *Mélèze* dont le taux est un indicateur de l'intensité de l'action humaine. Comme cette action a modifié aussi une partie des groupements de la série précédente dans le sens d'une rétrogradation du Sapin et par conséquent d'une convergence avec la Pessière interne, il en résulte que l'aire naturelle de celle-ci est malaisée à déterminer, surtout dans le quart oriental de la chaîne.

Pauvreté du sous-bois également : seules persistent les espèces xéro-acidophiles liées à l'humus brut de la litière et parmi lesquelles les mousses tiennent une place privilégiée.

Le *Piceetum montanum* peut se développer à toute exposition, sur toute roche et dans l'ensemble de la tranche altitudinale de l'étage montagnard interne, mais il cède souvent le niveau inférieur au Pin sylvestre.

Dans la partie principale de son aire, qui s'étend dans les Alpes orientales (et nord-occidentales jusqu'en Savoie), Mayer distingue une vingtaine de variantes qu'il groupe en trois sous-associations exactement parallèles à celle qu'il distingue dans l'*Abietetum* : *Luzulo-Piceetum montanum* sur roche cristalline, *Oxali-Piceetum montanum* sur schiste, *Adenostylo glabrae-Piceetum montanum* sur calcaire et dolomite. Des conditions locales permettent des variantes humides à hautes herbes ou à Sphaignes.

Dans les Alpes sud-occidentales la série joue un rôle effacé. Elle présente encore un beau développement en Tarentaise (haute vallée de l'Isère) où Gensac a décrit (1967), outre une pessière à *Mélampyre* du Montagnard supérieur acidiphile, qui représenterait le véritable *Piceetum montanum*, trois types sur sol brun calcimorphe ou mull (à *Corylus*, à *Adenostyles glabra*, à *Valeriana tripteris*) et deux types xérophiles d'adret (à *Berberis*, à *Silene rupestris*), une partie de ces groupements pouvant s'élever dans le bas de l'étage subalpin.

Plus au sud, dans la Maurienne, les groupements à *Épicéa* ne se rencontrent plus guère que dans l'étage subalpin (voir chapitre VIII).

Une question très souvent débattue est celle de l'autonomie de la série interne de l'*Épicéa* vis-à-vis de la série interne du Sapin. Nous avons vu que l'*Abietetum albae* et le *Piceetum montanum* ont été divisés par Mayer (1974) en trois sous-associations exactement parallèles ; mais en outre, parmi la vingtaine de variantes que cet auteur distingue dans l'une et l'autre formation, dix sont à l'évidence des groupements identiques ne différant que par la présence ou l'absence du Sapin. Gensac (1970) a établi une statistique portant sur 225 relevés de neuf auteurs et de régions très variées de la chaîne ; il en résulte que le pourcentage relatif d'espèces du *Fagion* et d'espèces du *Vaccinio-Piceion*, qui est théoriquement le principal critère de la discrimination entre les Sapinières et les Pessières internes, ne permet pas d'ordonner ces groupements d'une

manière qui les sépare nettement ; mais que toutefois les valeurs moyennes des deux contingents d'espèces montrent effectivement une certaine différence entre *Abietetum* et *Piceetum*. Ainsi, cette distinction *Abietetum/Piceetum* est plus quantitative que qualitative.

On peut alors se demander pourquoi sont maintenues ici deux séries distinctes, tandis que sur des considérations analogues les Hêtraies et les Hêtraies-Sapinières de la zone externe ont été réunies plus haut en une série unique. C'est que dans ce dernier cas les deux types de groupement, Hêtraie pure et Hêtraie-Sapinière, sont non seulement très semblables dans leur composition, mais également très voisins écologiquement et en outre très étroitement intriqués dans l'espace. Au contraire, *Abietetum* et *Piceetum* sont assez nettement localisés dans des territoires distincts et sous des conditions climatiques différentes ; dans le continuum floristique qu'ils constituent, les formes extrêmes sont assez éloignées écologiquement et géographiquement pour qu'une coupure en deux séries se justifie, même si la seconde série, celle de l'Épicéa, ne paraît être qu'un échelon d'appauvrissement de la première. La même situation nous a conduit d'ailleurs (chapitre VI) à considérer les Chênaies pubescentes internes comme formant une série autonome.

En fait, la question qui se pose ici est celle des limites de la phytosociologie, qui dans le cas présent n'est pas suffisamment discriminante et doit alors céder le pas aux faits d'ordre écologique et biogéographique. Entre la logique contraignante et le pragmatisme, notre préférence va à ce dernier.

La séparation entre le *Piceetum montanum* et le *Piceetum subalpinum* est une autre difficulté, qui sera discutée plus loin dans l'étude de l'étage subalpin.

3 — SÉRIE MÉSOPHILE DE *PINUS SYLVESTRIS*

Cette série est assez polymorphe et comprend :

— une forme principale, caractérisée par des Pinèdes à *Erica herbacea* (= *E. carnea*)

répandues dans les Alpes intermédiaires, depuis le Tyrol jusqu'aux Alpes maritimes ;

— des formes marginales, débordant sur les massifs externes, d'une part dans les Préalpes nord-orientales (Autriche et Bavière sous forme de groupements édaphiques sur dolomites ou serpentines), d'autre part et surtout dans les Alpes sud-occidentales.

a) La forme principale (fig. VII-15)

Elle a été décrite par Braun-Blanquet, Pallmann et Bach (1954) sous le nom de *Erico-Pinetum*, dans le Tyrol oriental près d'Ötz et dans les Grisons aux environs de Chur, puis par Braun-Blanquet (1961) dans le Valais. Bartoli (1966) en a fait une étude détaillée dans la moyenne Maurienne sous le nom de Pinaie mésophile à *Erica carnea* et *Hylocomium*, et elle a été retrouvée par Ozenda (1966) aux environs de Tende dans les Alpes maritimes orientales.

Le groupement peut occuper, entre 600 et 1.500 m., en exposition nord ou intermédiaire, des substrats de nature variée mais toujours sur des sols pauvres : rendzines, éboulis fins.

La strate arborée est généralement de belle venue ; les Pins atteignent dix à vingt mètres et sont fréquemment mêlés de Chênes remontant dans la partie inférieure et d'Épicéa et de Mélèze descendant dans la partie supérieure. La strate arbustive est remarquable par diverses espèces thermophiles : *Juniperus communis*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster tomentosa*, *Amelanchier ovalis*. La strate herbacée possède de bonnes caractéristiques de la série, transgressant quelque peu dans les autres forêts montagnardes mésophiles : *Erica herbacea*, *Polygala chamaebuxus*, *Goodyera repens*, *Orthilia secunda*, *Epipactis atrorubens*, *Calamagrostis varia*, *Melampyrum cristatum*, *M. pratense*, *M. silvaticum*, et des mousses assez abondantes dont *Pleurozium schreberi*.

Le groupement présente différentes variantes :

— A basse altitude (600-900 m.), une transition vers la Chênaie montagnarde avec



Fig.VII-15. Série mésophile du Pin sylvestre: faciès principal à *Erica herbacea* (*Erico-Pinetum*), dans les Karawanken (cl. Aichinger).

Dorycnium germanicum, *Peucedanum oreoselinum*, *Astragalus onobrychis* (*Erico-Pinetum peucedanetosum*, Mayer, 1974).

— Au sommet, une variante à *Vaccinium vitis-idaea* et diverses acidiphiles, passant à la pessière.

— Une variante xérophile calcicole à *Carex alba* ou *Carex humilis*, sans *Erica* (Pineraie mésoxérophile de Bartoli, 1966).

— Une variante plus humide à *Brachypodium pinnatum* et tapis muscinal abondant (Braun-Blanquet, 1961).

Les groupements précédents sont essentiellement calcicoles. Une variante sur silicate, avec *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Silene rupestris*, a été décrite par Zimmermann (1981 et 1982) de différentes localités de Haute-Carinthie, de Styrie et de Basse-Autriche.

b) Les formes marginales

1. dans les Alpes nord-orientales

La série est réduite ici à des groupements spécialisés qui se localisent en condition

extrême, sur les sols pauvres à calcaires et dolomites et sur les pentes ensoleillées, mais qui dans ces mêmes conditions peuvent se rencontrer en enclave dans les Hêtraies externes dont ils sont alors en quelque sorte une végétation satellite (voir plus haut, VII-A-f) : *Calamagrostio variae-Pinetum silvestris*, Wendelberger, 1962 ; *Serpentin-Kiefernwälder*, Wagner, 1971 ; *Erico-Pinetum kerneretosum* sur dolomites, Margl, 1973.

En Bavière, sur les alluvions de l'Isar en amont de Munich, Seibert (1958) a décrit un *Dorycnio-Pinetum* à *Erica carnea* avec des faciès à *Carex humilis*, à *Molinia caerulea*, qui présente une forte affinité avec les groupements précédents, bien que situé tout-à-fait en bordure de la chaîne ; il montre des passages vers les Hêtraies sèches (*Dorycnio-Pinetum fagetosum*).

Enfin, nous pouvons placer également ici les pinèdes décrites sous le nom de *Cephalanthero-Pinetum* en Suisse (Schweingruber, 1973).

2. dans les Alpes sud-occidentales

La série constitue ici une large bande allant du Dauphiné méridional aux Alpes

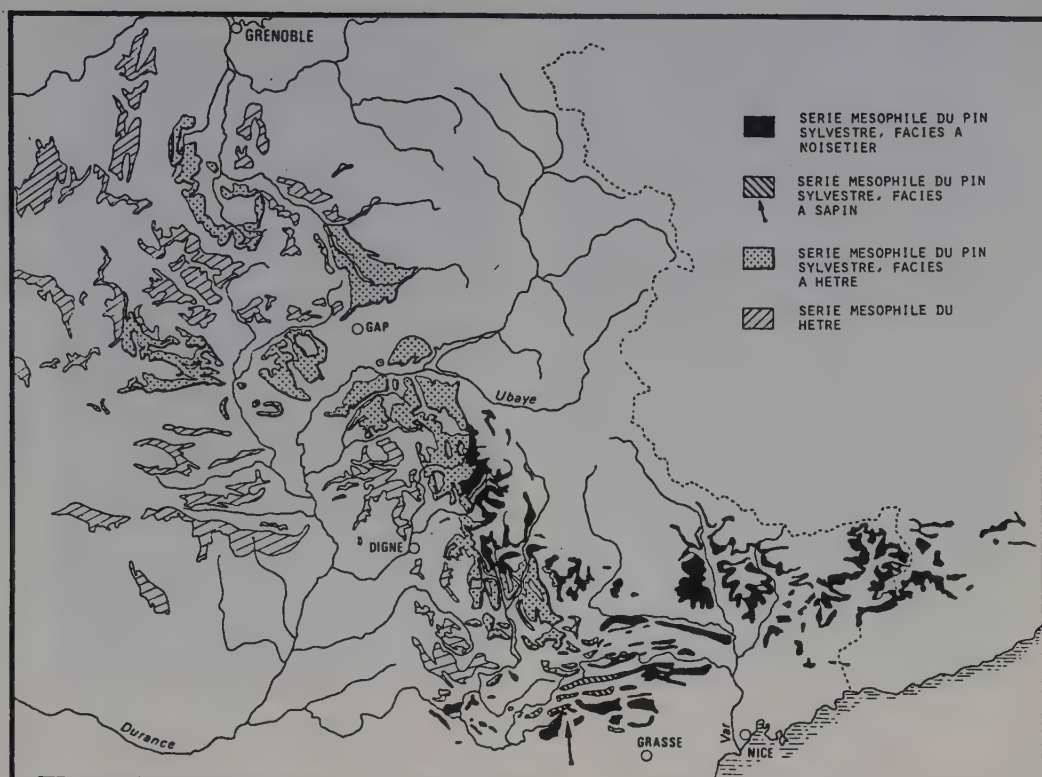


Fig.VII-16. Répartition des différents facies de la série mésophile du Pin sylvestre dans les Alpes sud-occidentales, et rapports avec la série mésophile du Hêtre. Le facies à Sapin, très localisé, est signalé par une flèche (voir aussi pour ce facies, fig. suivante).

maritimes et comprise entre les Hêtraies mésophiles de Haute-Provence d'un côté et la zone intra-alpine de l'autre (Ozenda, 1966 et 1982). *Erica* y fait toujours défaut.

On peut y distinguer différentes sous-séries, suivant l'importance qu'y prennent les feuillus (fig. VII-16).

α. Sous-série à Hêtre, type intermédiaire entre la Pinède mésophile proprement dite et la Hêtraie mésophile, et qui s'étend tout le long de la limite orientale de cette dernière. C'est à cette sous-série qu'il faut rattacher par exemple l'association à *Pinus sylvestris* et *Goodyera repens* du Diois occidental (Bannes-Puygiron, 1933) avec *Pirola chlorantha*, sur sol souvent décalcifié (*Calluna*, *Deschampsia flexuosa*) et s'intercalant dans différentes successions qui peuvent aller de la pelouse pâturée à *Brachypodium pinnatum* et *Bromus erectus* jusqu'à la Hêtraie.

A cette sous-série pourrait se rattacher la Hêtraie à *Androsace chaixii* que nous avons placée plus haut dans les hêtraies mésophiles.

β. Sous-série à Noisetier

Elle est typique de l'étage montagnard des Alpes maritimes orientales (Ozenda, 1962) ; il est à remarquer que *Corylus* est ici très nettement lié aux Pinèdes alors que dans d'autres régions c'est souvent une espèce de la Chênaie pubescente. La présence de caractéristiques de l'*Erico-Pinetum*, citées plus haut et auxquelles il faut ajouter ici *Monotropa hypopitys*, rattache nettement ce groupement à la série mésophile du Pin sylvestre.

γ. Sous-série à Ostrya

Dans la même région que la sous-série précédente, mais plus bas en altitude. Voir ci-dessus, série de l'*Ostrya*, chapitre VI.



Fig.VII-17. Série mésophile du Pin sylvestre, faciès à Sapin, dans les Préalpes de Castellane. Faciès de transition entre Subméditerranéen et Montagnard, avec Buis en sous-bois, à gauche, vers 1 000 m: à droite, Faciès montagnard typique, vers 1 300 m. Dans les deux cas, le Pin forme la strate arborescente principale, sous laquelle le Sapin régénère rapidement et tend progressivement à remplacer le Pin.

6. Sous-série à Sapin (fig. VII-17)

Elle se trouve essentiellement aux confins des Alpes-Maritimes et des Alpes de Haute-Provence, dans la région comprise approximativement entre Castellane et Thorenc, où elle représente, à défaut de Hêtraies-Sapinières bien caractérisées (le Hêtre se localise ici plutôt dans les Hêtraies mésophiles), le type le plus humide de l'étage montagnard. Cette sous-série à Sapin tend vers un *Abietetum* et présente déjà des caractères de passage vers le type spécial de la Série interne du Sapin que l'on trouve dans les Alpes-Maritimes orientales (voir cette Série). Le Sapin y régénère activement et tend à remplacer le Pin : il s'agirait donc ici seulement d'une Pinède de substitution. Le Buis est fréquent, comme il l'est aussi dans les Hêtraies mésophiles du même secteur.

4 — SÉRIE XÉROPHILE DE *PINUS SYLVESTRIS*

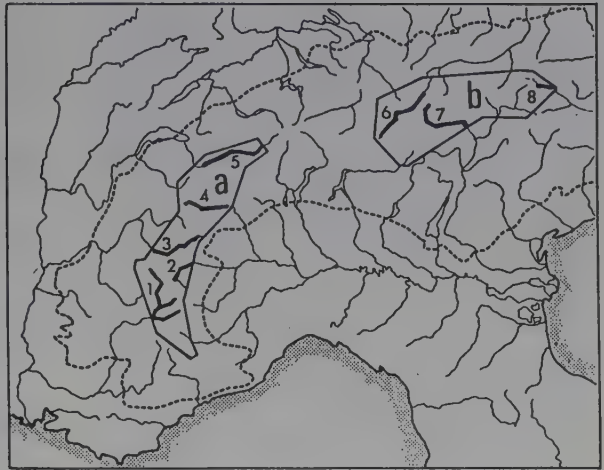
Elle occupe les parties les plus xériques du domaine intra-alpin, et seulement dans les Alpes centrales, occidentales et surtout sud-occidentales (fig. VII-18). Cette formation est si originale qu'elle a autrefois valu à la zone intra-alpine suisse le nom de "domaine du Pin sylvestre". (Rappelons que cette dénomination n'est pas valable dans les Alpes occidentales où le Pin sylvestre diffuse largement dans tous les secteurs de la chaîne).

Cette série a fait l'objet d'une étude très détaillée, puisque c'est elle que concerne presque en totalité le livre de Braun-Blanquet, 1961, *Die inneralpine Trockenvegetation*. Il semble toutefois que des groupements quasi-identiques y sont souvent décrits, d'une vallée à l'autre, sous des dénominations différentes et qu'une étude sur des bases statistiques en réduirait très sensiblement le nombre.

Fig.VII-18. Répartition de la série xérophile du Pin sylvestre. La figure indique les principales vallées internes dans lesquelles cette série est représentée.

a) noyau de continentalité ouest-alpin: 1 Haute-Durance et Ubaye; 2, Haut Val de Suse; 3, Haute-Maurienne; 4, Val d'Aoste; 5, Valais.

b) noyau de continentalité des Alpes orientales: 6, Engadine; 7, Vintschgau; 8, Virgental.



La série est le plus souvent localisée en adret, indifférente au sol mais ordinairement calcicole. Elle surmonte en altitude la série interne du Chêne pubescent, et elle est surmontée elle-même par la série du Pin Cembro et du Mélèze, et surtout par le faciès à Pin à crochets de cette dernière. En ubac elle peut céder la place à la Série mésophile du Pin sylvestre.

Le dynamisme (fig. VII-19) peut être résumé comme suit.

Le climax est un peuplement pur (ou mêlé à *Pinus uncinata* dans sa partie supérieure) de *Pinus sylvestris*, bien conservé lorsque les pentes trop fortes étaient peu favorables aux cultures comme dans le bassin de Briançon, mais le plus souvent très dégradé, par suite d'une sur-densité humaine et pastorale, en groupements herbacés de type *Xerobromion* (pelouses sèches à *Bromus erectus*, *Koeleria vallesiana*) dont les termes les plus xériques ont été souvent qualifiés de steppiques par les auteurs suisses, plus raisonnablement de "garides" par R. Chodat (par analogie avec les garrigues méditerranéennes) et érigés par Braun-Blanquet en quatre alliances spéciales.

Mais ces pelouses et garides ne subsistent qu'autant que se maintient la pression anthropique ; sinon elles s'embroussaillent rapidement en donnant le plus souvent des fruticées épineuses à *Berberis vulgaris*, *Prunus spinosa* et *Rosa* sp. plur., et localement des landes à *Juniperus communis* ou à *J. sabina*.

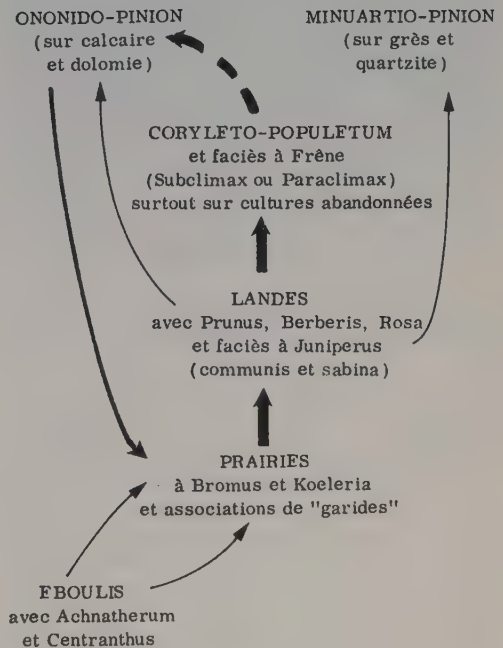


Fig.VII-19. Dynamisme de la série xérophile du Pin sylvestre.

Ces groupements arbustifs peuvent à leur tour se boiser en *Pinus* ; mais très souvent, et notamment sur les anciennes cultures en adret, apparaît un paraclimax à *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Populus tremula* (*Corylo-Populetum*).

D'autre part les rochers, les éboulis, les sols les plus érodés portent des groupements pionniers très ouverts qui peuvent, lorsque la pente n'est pas excessive, rejoindre la série évolutive ci-dessus, mais qui persistent pour l'essentiel comme groupements permanents.

a) Les groupements climaciques (Pinèdes xérophiles)

On peut distinguer deux ensembles, suivant la nature de la roche-mère.

1. Les Pinèdes à *Ononis* (*Ononido-Pinion*)

C'est la forme principale, préférentiellement mais non exclusivement calcicole.

Le groupement typique, *Ononido-Pinetum*, à *Ononis rotundifolia*, est une pinède claire dont le cortège comporte une strate arbustive à *Juniperus*, *Berberis*, *Amelanchier ovalis* et une strate herbacée complexe où coexistent une partie des espèces des Pinèdes mésophiles, des Pinèdes supraméditerranéennes et un contingent très caractéristique de Légumineuses, notamment d'*Astragalus*, d'*Onobrychis*, d'*Oxytropis*. Le groupement a fait l'objet de descriptions détaillées dans l'ensemble des bassins internes :

— Grisons et Val d'Aoste, *Ononido-Pinetum* typique, Braun-Blanquet, 1961 ;

- Tyrol, *id.*, Schiechtl et al., 1982 ;
- Moyenne Maurienne : Pineraie xérophile à *Coronilla minima* et *Ononis rotundifolia*, Bartoli, 1966 ;
- Briançonnais : *Onobrychideto-Pinetum* (p.p.), Braun-Blanquet, 1961 ; série normale du Pin sylvestre, Cadel et Gilot, 1963 ;
- Ubaye : série héliophile du Pin sylvestre, Aubert et al., 1965.

Ce groupement existe certainement aussi dans le Haut Val de Suse, la Tinée, la Haute-Stura.

D'autres groupements, qui sont plutôt des variantes floristiques ou écologiques, ont été aussi décrits par Braun-Blanquet (1961) :

- une sous-association à *Carex humilis*, en Valais ;
- une association plus xérique, l'*Odontito-Pinetum*, en Valais et Val d'Aoste ;
- une association sur éboulis et moraines, avec caractéristiques locales, l'*Astragalo-Pinetum*, en Vintschgau ;
- et surtout une association plus thermophile, l'*Onobrychideto-Pinetum*, dans la Durance. En fait celle-ci paraît hétérogène : le tableau de 38 relevés (échelonnés de 800 à 1.800 m.) qu'en donne l'auteur met en évidence des faciès différents (dont une sous-association à *Polygala chamaebuxus* qui paraît appartenir plutôt à la série mésophile) et son examen fait apparaître dans les relevés les plus bas en altitude une proportion importante d'espèces supraméditerranéennes.



Fig.VII-20. La sous-série acidophile à *Minuartia laricifolia*. A gauche, et indiquées par des croix, les stations connues du Deschampsio-Pinion. A droite, en hachures, la même aire, et en traits pleins le contour de l'aire générale de *Minuartia laricifolia* dans laquelle l'association est susceptible de se retrouver.

D'après Cadel (comm. verb.) ce sont ces relevés inférieurs qui représenteraient le véritable *Onobrychideto-Pinetum*, groupement plus thermophile appartenant à la série interne du Chêne pubescent, laquelle, dans la Durance, remonte exceptionnellement haut (mais non jusqu'à Briançon même).

2. La Pinède à *Minuartia laricifolia* (*Deschampsio-Pinetum*)

Sur les adrets franchement siliceux, l'*Ononido-Pinion* est remplacé par un groupement acidophile, le *Deschampsio-Pinetum*, décrit par Braun-Blanquet du Briançonnais également, sur silicate et schiste carbonifère : le sous-bois est pauvre, aux 9/10 nu, avec *Deschampsia flexuosa* et *Minuartia laricifolia* dominants. Cadel et Gilot (1963) donnent aussi cinq relevés d'une Pinède à *Minuartia* sur grès houiller et quartzite. Bartoli (1966) décrit dans la Maurienne une Pineraie acidiphile à *Deschampsia flexuosa*, *Minuartia laricifolia*, *Sempervivum arachnoideum* et *Phyteuma betonicaefolium*, sur les quartzites de la région de Modane portant un ranker presque squelettique à moder.

Ce groupement, signalé également par Braun-Blanquet (1961) sur le versant piémontais (Salbertrand et Fenestrelle) semble pour le moment n'être connu que d'une région assez limitée (fig. VII-20). D'après Cadel (comm. verb.) il mériterait de constituer une série distincte ; mais il n'a pas été possible encore d'établir si son dynamisme est différent de celui des pinèdes à *Ononis*.

b) Les landes

1. Les landes épineuses (fig. VII-21). Le déboisement et le surpâturage ont souvent favorisé la formation de fruticées caractérisées par l'abondance des buissons épineux : *Berberis*, *Prunus spinosa*, Genévrier commun, etc. L'endémique *Prunus brigantia* en est très caractéristique (*Berberideto-Prunetum brigantiaci*, Braun-Blanquet, 1961). *Juniperus thurifera*, ici à sa limite supérieure, s'y rencontre occasionnellement.

2. Les landes à *Juniperus sabina*. Cette espèce d'origine centrasiatique (fig. VII-22)



Fig.VII-21. Stade arbustif de la Série xéro-
phile du Pin sylvestre: lande épineuse à *Juniperus communis*, *Berberis vulgaris* et *Rosa*
sp. plur., avec *Prunus brigantia*.

a dans la chaîne alpine une distribution nettement interne, ne poussant que sporadiquement dans les zones externes et alors à peu près exclusivement dans la Série altiméditerranéenne (cf. chap. VIII). Les landes à Sabine sont bien représentées dans le Briançonnais et surtout dans le Queyras ; on les retrouve très abondantes en Val d'Aoste (Cogne). Lavagne les signale également dans la région d'Embrun, où elles peuvent atteindre 1.900 m. et contiennent *Juniperus communis*, *J. alpina*, *Berberis*, *Amelanchier*. Wagner a décrit une association à Sabine abondante dans le Virgental (Tyrol oriental).

La lande à Sabine peut être associée aussi au très caractéristique *Astragalus centroalpinus* (= *Astragalus alopecuroides*) en formant l'*Astragaleto-Juniperetum sabinae*



Fig.VII-22. Aire du Genévrier sabine: en hachures, l'aire principale centro-asiatique; en taches noires, les principales stations européennes.

décrit par Braun Blanquet (1961) dans la vallée de Cogne (Val d'Aoste) et dans le Queyras, et qui se retrouve en Ubaye (Aubert et al.).

3. Aux landes de cette série est liée la question du *Coryleto-Populetum*. Sous ce terme Braun-Blanquet a désigné des peuplements à Tremble, Noisetier, Bouleau, Sycomore, formant des bois clairsemés dans les vallées internes des Alpes centrales.

Cette association, ou une forme très voisine, a été décrite dans le Briançonnais sous le nom de *Pruneto-Populetum tremuli* (Braun-Blanquet, 1961, p. 68). Elle nous paraît très largement répandue, colonisant, sous un faciès à Frêne, les anciennes cultures d'adret ; il faut aussi selon toute probabilité, lui rapporter les bois de Tremble et de Bouleau que l'on observe en Valgaudemar ou dans la moyenne Romanche (Combe de Malleval), ou encore dans le Vénéon, près de Saint-Christophe-en-Oisans, et considérer qu'elle représente un sub-climax de la Série, là où la Pinède ne s'est pas développée ou a été détruite.

c) Les landes basses et les groupements herbacés

Dans ce complexe de groupements

xérophiles, minutieusement étudié par Braun-Blanquet, on peut distinguer trois groupes.

1) Des associations pionnières affines de celles que l'on rencontre dans l'étage supra-méditerranéen, et en relation avec les pénétrations extrêmes de cet étage : éboulis à *Achnatherum* et *Centranthus angustifolius*, landes basses à *Lavandula*, groupements rupicoles à *Laserpitium gallicum*.

2) Des formations rudérales : *Onopordion acanthii*, etc.

3) Des groupements très originaux, riches en espèces intra-alpines ou d'affinités orientales : *Stipa capillata*, *Ephedra helvetica*, *Artemisia absinthium*, *A. vallesiaca*, *Onosma taurica*, nombreux *Astragalus*. Braun-Blanquet y distingue une trentaine d'associations qu'il répartit en quatre alliances : *Stipo-poion carniolicae* à l'ouest, *Xero-Bromion* dans les Alpes centrales, *Stipo-Poion xerophilae* à l'Est, et *Fulgension*, ce dernier édaphique et caractérisé par la dominance de Lichens crustacés terricoles. Récemment, les Lichens des Alpes internes ont fait l'objet d'une étude spéciale par Buschardt (1979).

Ces groupements xérophiles de "garides" seraient en partie une survivance de la végétation de steppe froide du Tardiglaciaire.

VIII

L'étage subalpin

L'étage subalpin est probablement celui dont l'étude est la plus difficile. Sa définition et ses limites varient suivant les auteurs, souvent par la persistance de notions imprécises ou dépassées, mais aussi en raison même de la structure de cet étage. Le Subalpin est en effet un complexe intégrant des groupements arborés ou frutescents, en continuité apparente avec ceux de l'étage montagnard supérieur, et des groupements herbacés difficiles à séparer de ceux de l'étage alpin. L'individualité de l'étage subalpin n'apparaît de ce fait qu'au prix d'une étude rigoureuse de toutes ses composantes, de leurs relations mutuelles et de leurs différences avec les groupements physionomiquement analogues des étages encadrants. Encore demeure-t-il très difficile de répartir entre les deux étages subalpin et alpin le continuum, traditionnellement rapporté en entier au second, que constitue la végétation dite supraforestière et dont l'étude détaillée a été, pour des raisons de facilité d'exposition, transférée dans le chapitre IX avec les réserves relatives à chaque cas particulier.

A — Définition et limites

L'étage subalpin peut être défini en **première approximation** comme l'espace compris entre :

— d'une part la limite supérieure du Hêtre (et en zone intra-alpine, où le Hêtre manque, celle du Pin sylvestre), que nous considérerons par définition comme le sommet de l'étage montagnard ;

— d'autre part la limite supérieure potentielle de la végétation ligneuse considérée, également par définition, comme la base de l'étage alpin.

Les limites supérieure et inférieure de l'étage subalpin sont souvent difficiles à fixer avec précision, et l'accord n'est pas général sur les conventions ci-dessus. Ces questions seront donc discutées ci-après, surtout en ce qui concerne l'important problème de la limite supérieure des arbres.

Dans les différentes parties de la chaîne (et dans la mesure où l'altitude d'un massif est suffisante pour que le Subalpin y atteigne tout son développement) cet espace correspond à une tranche d'altitude de l'ordre de

600 à 700 m. d'épaisseur, dont la position varie entre les deux extrêmes 1.700-2.400 m. dans les Alpes briançonnaises et 1.400-2.000 m. dans les Préalpes bavaoises.

La température moyenne annuelle est comprise entre 0°5 et 4° environ. Les précipitations sont toujours élevées, comprises entre 1 et 3 mètres, avec un coefficient de niviosité supérieur à 50 %. L'humidité et le froid déterminent sur toutes roches-mères une acidification du sol pouvant aller jusqu'à la podzolisation.

Les climax de cet étage sont formés par des forêts de conifères physiologiquement adaptés au passage d'un hiver rude : *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra*, *P. uncinata*, *P. mugo*, et parfois *Abies alba* et *Pinus sylvestris* à la lisière inférieure de l'étage.

Les feuillus du Montagnard (*Fagus silvatica*, *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior*, les *Acer*) sont absents, sauf localement les *Betula* ; le seul feuillu répandu est un grand arbuste adapté à la protection par l'enneigement, *Alnus viridis*.

1 — LA LIMITE INFÉRIEURE

Malgré la simplicité de sa définition théorique - altitude supérieure des Hêtraies et des Pinèdes sylvestres - l'appréciation de la limite entre les étages montagnard et subalpin est très souvent délicate en raison de la continuité des peuplements arborés. L'Épicéa s'étend fréquemment sur les deux étages et il faut une certaine attention pour saisir la coupure entre les Pessières du Montagnard supérieur, qui peuvent être "des Hêtraies sans Hêtre", et celles du Subalpin

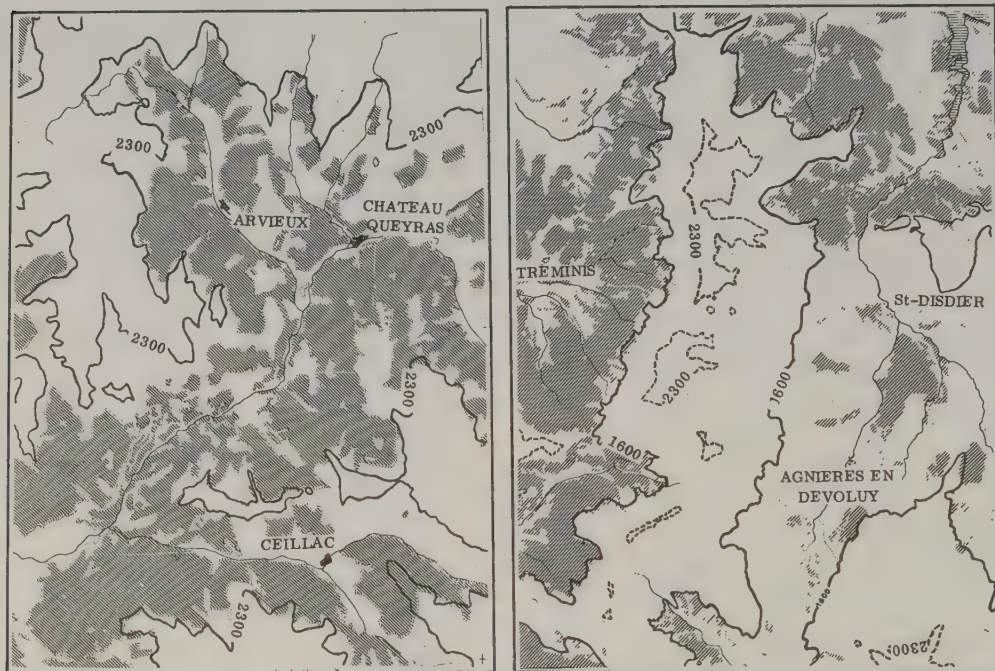


Fig. VIII-1. Subalpin boisé et Subalpin chauve.

A gauche, le Queyras (ou bassin du Guil, affluent de la Haute-Durance). L'étage subalpin est densément boisé en Mélèze et la limite supérieure des forêts suit presque partout la courbe de niveau de 2 300 m.

A droite, le centre du Dévoluy: ici le Subalpin est presque complètement dépourvu d'arbres; la limite supérieure des forêts est formée par le Hêtre ou le Sapin, elle représente la limite supérieure du Montagnard et coïncide presque partout avec la courbe de niveau 1 600 m. La tranche d'altitude 1 600 - 2 300 est occupée par des pelouses et des landes typiquement subalpines et potentiellement sylvatiques; ce serait un contresens d'y voir la base de l'étage alpin.

inférieur qui les surmontent ; le Sapin forme quelquefois, sur un fond de Rhododendron, des peuplements subalpins, et inversement les traitements sylvicoles ont souvent défavorisé, jusqu'à les éliminer, les feuillus du Montagnard supérieur. C'est alors le relevé du tapis herbacé, et l'examen des sols dont les caractères présentent souvent à ce niveau une discontinuité sensible, qui permet de préciser la limite d'étage (passage des *Fagetalia* sur mull aux *Vaccinio-Piceetalia* sur sols acides). En zone intra-alpine, cette limite est encore plus difficile à apprécier ; le rôle effacé des feuillus dans cette zone fait que pessières montagnardes et subalpines présentent, dans leur composition biocénotique comme dans leurs sols, une transition graduelle ; de plus, Mélèze et Pin à crochets colonisent fréquemment le Montagnard supérieur,

en continuité avec leurs peuplements subalpins.

Cette limite d'étage Montagnard/Subalpin coupe ainsi en deux parties, toujours inégales il est vrai, l'aire des résineux, Épicéa, Sapin, Mélèze, Pin à crochets ; la moitié supérieure de l'étage montagnard est presque toujours fortement enrésinée et il faut une fois pour toutes rejeter la vieille distinction phytionomique qui voulait voir "un étage montagnard des feuillus" surmonté d'un "étage subalpin des résineux", car les choses sont autrement complexes.

Une autre difficulté non moins sérieuse vient de ce que l'absence ou l'extrême rareté, dans certains massifs, de toute essence forestière d'altitude, pour des raisons historiques, paléogéographiques ou simplement édaphiques, peut faire que le Subalpin y soit complètement chauve et que la limite naturelle

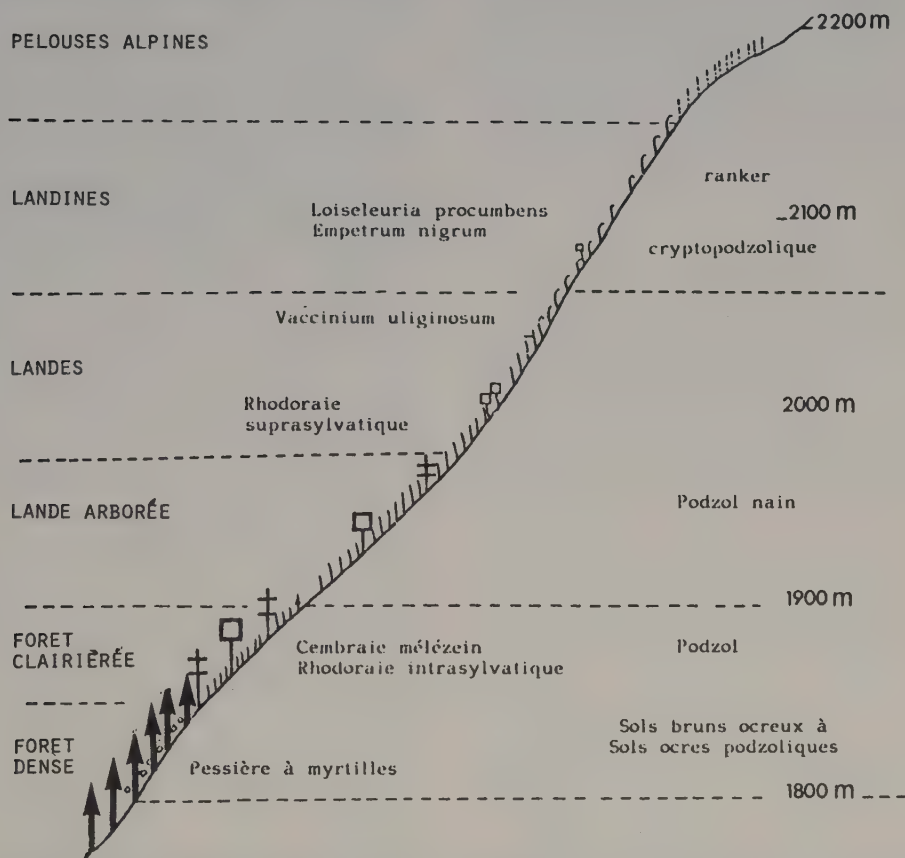


Fig. VIII-2. Schéma de la succession altitudinale des niveaux de végétation à la limite supérieure naturelle des arbres, dans les Alpes nord-occidentales (d'après Richard et Pautou, 1983).

des forêts soit constituée par exemple par le Hêtre : des auteurs, même parmi les plus minutieux, nomment alors automatiquement "alpin" ce qui est en réalité constitué de groupements authentiquement subalpins mais n'évoluant jamais jusqu'au stade forestier. C'est en ce sens que l'on a pu parler à tort d'Alpin dans le Massif Central français et même dans les Vosges. Il a été montré cartographiquement (fig. VIII-1) que la limite naturelle des forêts dans le Dévoluy, qui coïncide presque partout avec la cote 1.600, correspond à la base du Subalpin, et cela parce qu'on se trouve ici en dehors de l'aire du Mélèze et à l'extrême limite de l'aire du Pin à crochets, qu'aucun conifère subalpin n'a pris pied largement (sauf reboisements) dans ce massif et que la limite supérieure des arbres y est formée, comme ailleurs dans l'Apennin, les Pyrénées atlantiques et beaucoup d'autres montagnes, par la Hêtraie. Ce qui surmonte celle-ci, ce n'est pas un étage alpin, mais un subalpin non boisé où des arbres peuvent vivre si on les plante ; c'est pour cela que nous prenons la précaution de définir le sommet de l'étage subalpin et le passage à l'alpin par la limite potentielle des arbres, et pas seulement par leur "limite naturelle".

Il peut arriver aussi que le Subalpin, et même le Montagnard, soient dépourvus d'arbres par l'effet d'une cause écologique défavorable : lithosol, ou bien crête battue par le vent. Pour ces situations particulières, qui n'ont en commun avec l'étage alpin que l'aspect physionomique mais non la composition floristique, Flahault avait créé le terme de **pseudo-alpin**.

2 — LA LIMITE SUPÉRIEURE

Nous la définissons par la limite des arbres, étant bien entendu qu'il s'agit de la **limite naturelle et potentielle**.

La façon dont se présente physionomiquement cette limite est bien connue (fig. VIII-2 et VIII-3). A sa lisière supérieure, la forêt se modifie par une diminution simultanée de la densité du peuplement arboré et de la taille des arbres. La forêt commence par devenir discontinue, forme une mosaïque

de parcelles boisées et de parcelles de lande ou de prairies (aspect de "pré-bois") ; un peu plus haut les parties boisées se résolvent en îlots séparés dans lesquels les arbres présentent un aspect chétif ou tourmenté et des adaptations morphologiques particulières. La majeure partie du sol, entre les arbres rabougris, est alors occupée par des landes dites habituellement "extrasyllvatiques" (suprasyllvatiques serait plus correct), qui disparaissent enfin à leur tour. La tranche d'altitude qui correspond à l'intervalle entre la forêt continue, en bas, et les derniers arbres, en haut, est appelée classiquement **Kampfzone**, c'est-à-dire "zone de combat" : l'arbre y lutte dans la partie inférieure pour l'occupation de l'espace, puis plus haut pour sa simple survie. Cette tranche altitudinale est ordinairement de l'ordre d'une centaine de mètres (correspondant sur le terrain à une bande de 200 à 500 mètres de largeur pour une pente moyenne).

Mais très souvent cette limite naturelle a été effacée par l'action de l'homme et des troupeaux, qui a eu pour effet d'éliminer du Subalpin supérieur l'arbre et l'arbuste, au profit du pâturage ; la déforestation a même fréquemment mordu sur la forêt elle-même. La **limite naturelle progressive** est alors remplacée par une **limite artificielle tranchée**, séparant brusquement la forêt de la prairie. Dans de nombreux massifs alpins, cet abaissement d'origine anthropique est évalué à une amplitude verticale de 200 à 300 mètres, et aurait eu lieu principalement au cours des siècles récents qui ont vu une surexploitation du tapis végétal des montagnes.

Les causes écophysiologiques de la limite supérieure des arbres ("timberline") sont encore mal connues et probablement multiples. On en trouve un exposé détaillé dans Tranquillini, 1978 ; voir aussi Köstler et Mayer, 1970 ; Pitschmann et al., 1970 ; L. Richard, 1981. On peut résumer ces causes ainsi :

— **un ralentissement de la croissance**, dû essentiellement aux faibles températures et à la courte période de végétation, mais aussi au vent et à l'état des sols (fig. VIII-4). Des Pins Cembro peuvent mettre un siècle pour

atteindre une hauteur de 10 mètres, et dans la réserve d'Aletsch (Suisse) on a trouvé des exemplaires millénaires. Les anneaux annuels de bois sont très minces. Le Mélèze pousse plus vite, mais vit moins longtemps : 300-400, exceptionnellement 700 ans. La diminution de la température liée à l'altitude provoque une réduction de la photosynthèse, qui peut diminuer de moitié en quelques centaines de mètres (fig. VIII-4a). Cette assimilation n'a lieu que pendant une partie de l'année, pouvant commencer assez tard, tandis que les pertes par respiration, bien que réduites en saison froide, persistent toute l'année (b) ; par suite la croissance annuelle, tant en hauteur de l'arbre qu'en diamètre du tronc, décroît fortement avec l'altitude (c) et se limite à une saison de plus en plus courte et tardive (d). Le vent par contre semble agir relativement peu sur le taux de photosynthèse (e), si ce n'est par son action indirecte sur la dessiccation du sol (f).

— des difficultés de multiplication par graines, dont la quantité produite et la viabilité (poids moyen, taux de germination, chances de survie des plantules) diminuent rapidement avec l'altitude (fig. VIII-5). D'après Tschermak (1950), l'*Épicéa* produit des cônes tous les 3 à 5 ans dans les stations favorables, tous les 6 à 8 ans en haute altitude et seulement tous les 9 à 11 ans à la limite des arbres. Pour le Pin cembro, à la limite des arbres, ce serait 7 à 8 ans (Oswald) ou 3 à 10 ans (Rohmeder) : dans l'Engadine, on aurait observé seulement 5 ans à bonnes semences pour toute la période 1920-1950. De même, 4 à 5 ans pour *Picea engelmannii* dans les Rocheuses. Fréquence inférieure encore chez des Mélèzes à cause des froids tardifs et des attaques de la chenille tordeuse.

De plus, les jeunes plantules subissent la concurrence du tapis herbacé déjà en place et ont souvent beaucoup de difficulté pour s'implanter dans les pelouses : il est bien connu que le Mélèze ne régénère facilement que sur les terrains érodés et privés, au moins partiellement, de leur couverture végétale.

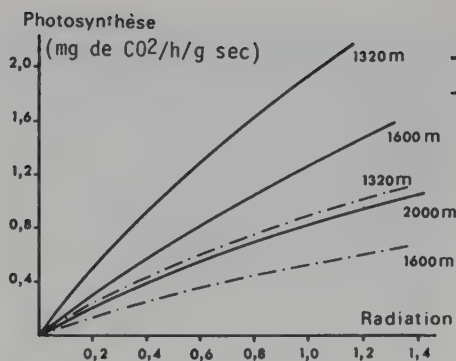
Ces conditions de milieu déterminent des morphoses particulières (arbres "rabougris", "Kümmerformen"). La photosynthèse



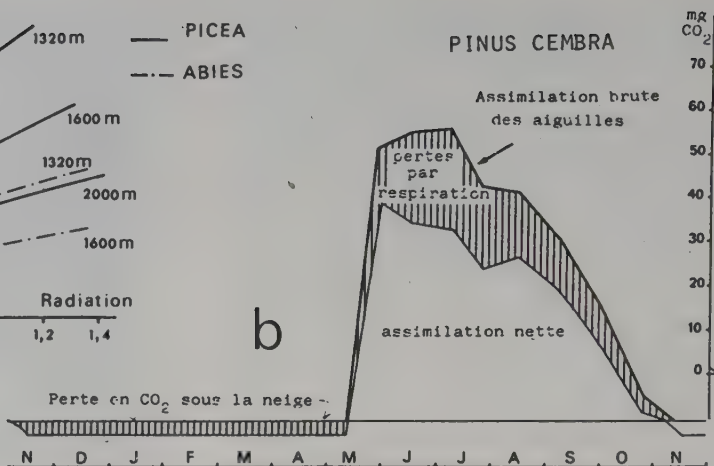
Fig. VIII-3. Une forêt subalpine à sa limite supérieure naturelle: ici, la forêt subalpine d'*Épicéa* vers 2 000 m d'altitude dans le Massif du Môle en Haute-Savoie. Au-dessus de la forêt dense, les arbres sont progressivement espacés et de taille décroissante. En haut et à gauche du cliché, une partie concave correspondant à un ravin où s'accumule la neige en hiver est occupée par une coulée d'Aune vert (cl. L. Richard).

insuffisante ne laisse pas à l'arbre, dont la longévité est certes grande mais tout de même limitée, le temps d'élaborer l'excédent de matériaux glucidiques nécessaire à la construction d'un tronc élevé et de branches puissantes. Le vent, le gel, la dessiccation des jeunes rameaux, la reptation de la neige sur les pentes mutilent les parties aériennes au-dessus de la couche nivale protectrice (fig. VIII-6). Ces modifications morphologiques sont assez convergentes, quelle que soit l'espèce qui forme la limite arborée, Mélèze ou Pin cembro dans les Alpes internes, *Épicéa* dans les Préalpes, Sapin dans les Rocheuses, Hêtre au sommet de l'étage montagnard dans les chaînes méditerranéennes ; elles convergent aussi avec la morphologie des brousses subalpines à faible couverture nivale, Pin mugo et Genévrier nain.

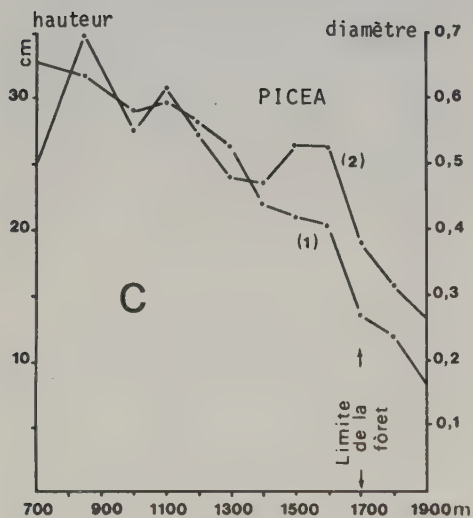
Les conditions de milieu sont évidemment plus défavorables pour les arbres isolés



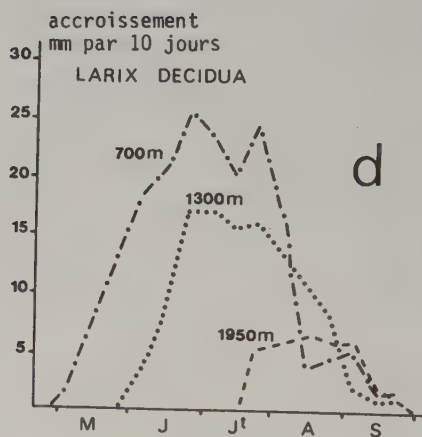
a



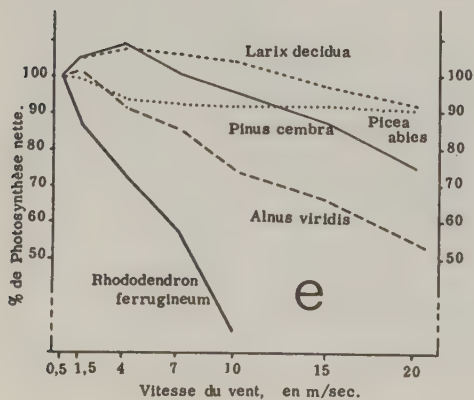
b



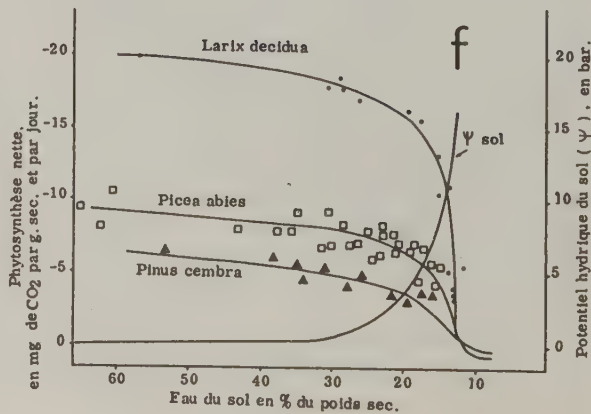
c



d



e



f

Fig. III-4. Ecophysiologie de la limite supérieure des arbres (adapté, d'après des figures de divers auteurs citées en Tranquillini, 1979).

a) Diminution de l'intensité de la photosynthèse avec l'altitude croissante chez le Sapin et l'Épicéa. b, brièveté de la période assimilatrice chez les arbres subalpins, ici le Pin cembro. c, diminution de la vitesse de croissance, en hauteur et en diamètre, en fonction de l'altitude, chez l'Épicéa (chaque point correspond à la moyenne des mesures sur 20 arbres adultes de 70 à 140 ans). d, vitesse d'allongement de jeunes Mélèzes d'un an, provenant d'un lot homogène de graines de haute altitude mais cultivés en haute, moyenne et basse montagne; la croissance est ralentie avec l'altitude, mais la période végétative se trouve également retardée. e, effet du vent sur l'intensité de la photosynthèse: peu sensible chez les Conifères, davantage chez les arbustes des landes subalpines. f, effet, sur la photosynthèse, de la dessiccation du sol: peu sensible au début, mais corrélé ensuite nettement avec le potentiel hydrique du sol.

que pour ceux qui se protègent mutuellement. Aussi voit-on souvent, à la limite supérieure des arbres, les derniers représentants réunis en petits groupes. Dans le cas de l'Épicéa, la formation de ces groupes est facilitée par une possibilité de marcottage des branches inférieures traînantes, ce qui ne se produit pas plus bas en forêt en raison de l'élagage naturel de ces branches inférieures.

La connaissance de la biologie des arbres à leur limite supérieure est très importante en raison de l'intérêt qui s'attache à la conservation des boisements d'altitude comme forêts de protection, aux essais de reboisement du Subalpin supérieur lorsque la limite forestière a été artificiellement abaissée par l'action humaine, et aux tentatives d'amélioration de la productivité dans l'étage subalpin.

Cette biologie de la limite alpine des arbres est assez différente de ce qui s'observe à la limite septentrionale de la forêt dans les régions subarcti-

ques, où la zone de combat est souvent remplacée par une mosaïque de groupements herbacés et d'avant-postes arborés s'avancant notamment en forêts-galeries, à la faveur de vallonements.

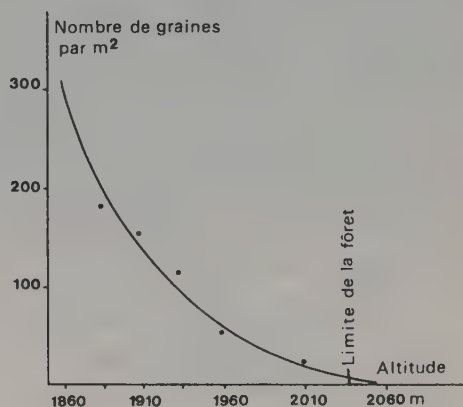


Fig. VIII-5. Réduction de la production de graines avec l'augmentation de l'altitude: nombre de graines d'épicéa recueillies sur un mètre carré de neige au début de l'hiver, à Davos (Grisons).

B — Dynamisme et subdivisions

Le dynamisme de la végétation est beaucoup moins net dans l'étage subalpin que dans les étages inférieurs. Le manteau forestier, lorsqu'il existe, y est toujours moins dense qu'en moyenne montagne; il laisse une large place à des landes (fig. VIII-3 et VIII-7) et à des groupements herbacés, ces derniers en continuité avec ceux de l'Alpin auquel ils passent progressivement en formant avec eux un complexe dit "végétation supraforestière" à l'intérieur duquel la délimitation de deux étages, subalpin et alpin, est délicate.

On pourrait être tenté de se demander si l'étage subalpin est bien une entité autonome, ou s'il est seulement une intrication en dents de scie, au hasard des conditions géomorphologiques locales, de la partie supérieure des forêts et de la partie inférieure des pelouses supraforestières, celles que beaucoup d'auteurs appellent globalement alpines. La réalité de l'existence d'un étage subalpin est bien établie:

— par les caractères particuliers des

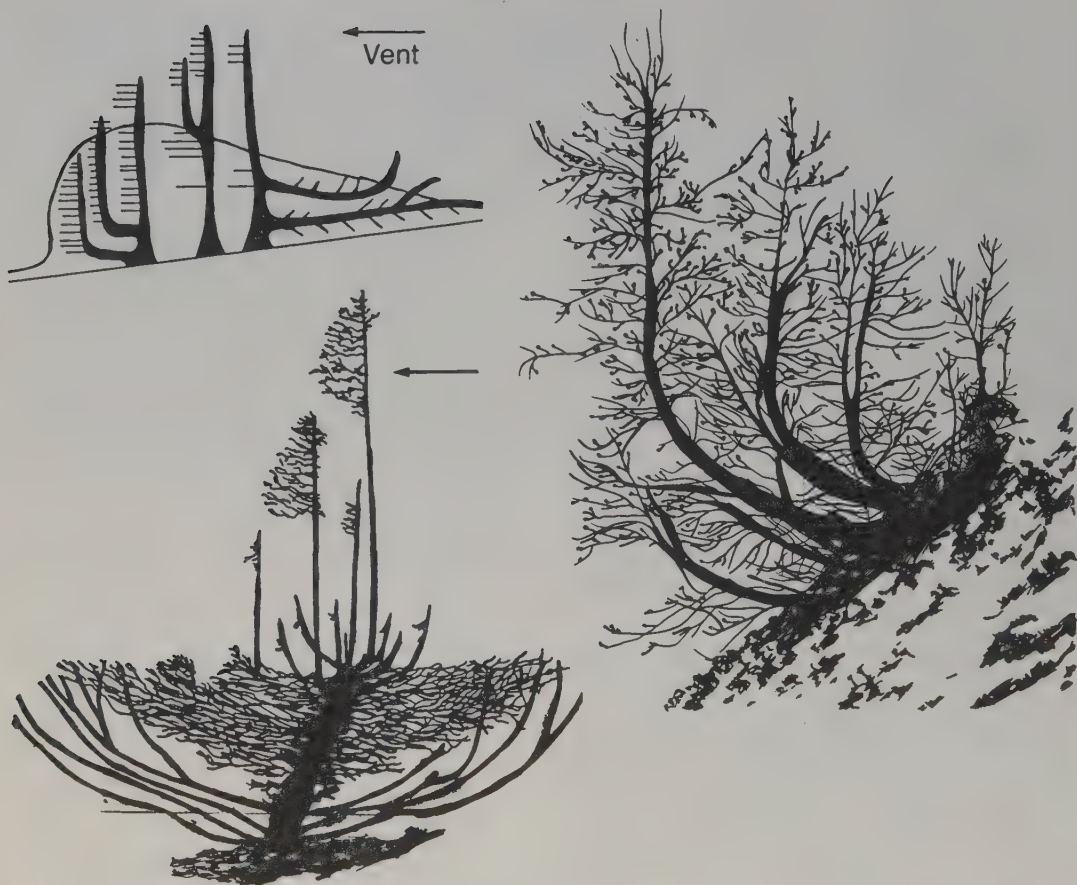


Fig. VIII-6. Morphoses dues aux conditions climatiques, à la limite supérieure des arbres:

a et b, sur l'Épicéa: plus grande densité des rameaux dans la partie inférieure protégée par la neige, forme "en drapeau" des branches dépassant la neige (a, d'après Arquillière, en Dauphiné; b, d'ap. Plesnik, dans les Tatras). c, troncs de Mélèzes arqués à leur base par l'action répétée du poids et de la reptation de la neige (d'ap. Tranquillini, au Tyrol).

groupements forestiers de cet étage, qui se distinguent franchement de ceux de l'étage montagnard et sont séparés de ces derniers par une discontinuité biocénotique et pédologique souvent très nette ;

— par les relations dynamiques entre ces groupements forestiers subalpins et les groupements arbustifs ou prairiaux déterminés qu'il peuvent coloniser, jusqu'à une certaine altitude correspondant précisément pour nous à la base de l'étage alpin.

Une grande partie de ces formations arbustives ou herbacées sont toutefois des groupements permanents ayant au moins la

valeur de subclimax, et lorsqu'ils s'intègrent dans des séries dynamiques ils peuvent être communs à plusieurs d'entre elles ; pour ces raisons les groupements pionniers, herbacés ou arbustifs seront décrits d'une manière indépendante du concept de série qui ne sera repris qu'ensuite avec la description des groupements arborescents.

On peut distinguer dans l'étage subalpin trois sous-étages (fig. VIII-8) :

— un sous-étage inférieur, qui contient notamment les séries subalpines de l'Épicéa et du Sapin ;



Fig. VIII-7. Peuplement lâche de Pin cembro à la limite supérieure des arbres, vers 2 200- 2 300 m, sur tonalite du Tyrol. Au fond, le Wildgall, 3 210 m (cl. Schiechtel et al.).

— un sous-étage moyen, formant le Subalpin typique, qui comprend en particulier la plus grande partie des Mélézeins ;

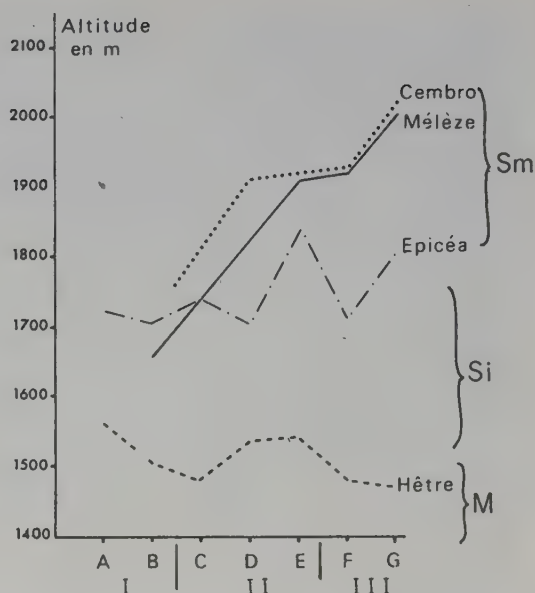
— enfin un sous-étage supérieur, correspondant aux Rhodoraies, aux landes piquetées des derniers Mélézes et Aroles, et généralement à la zone de combat. Ce sous-étage est souvent appelé alpin inférieur (voir fig. III-1).

Mais il faut noter que ces trois sous-étages n'ont guère qu'une valeur physiologique, largement indépendante des séries ou des climax qui vont être distingués ci-après, d'autant plus que l'existence du Pin à crochets et du Pin mugo, qui peuvent se trouver dans les trois sous-étages, vient encore compliquer la question.

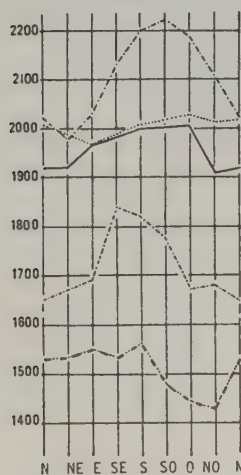
Un bon exemple de dynamisme subalpin est constitué par la colonisation des moraines abandonnées par le recul récent ou même actuel des glaciers. Elle a été surtout bien étudiée aux abords du glacier l'Aletsch dans le Valais (fig. VIII-9). Ce glacier, le plus important des Alpes (20 km de longueur) a

diminué considérablement depuis un siècle, son front reculant de 20 mètres environ et sa surface s'abaissant de plus d'un mètre, chaque année. Sur une moraine progressivement dégagée depuis 150 ans, et elle-même surmontée d'autres moraines beaucoup plus anciennes et déjà boisées par une formation à Rhododendron, Méléze et Pin cembro, Lüdi (1958) avait installé des placettes d'observation dont J.L. Richard (1973) a continué l'étude à l'aide de relevés détaillés et de l'établissement d'une carte phytosociologique.

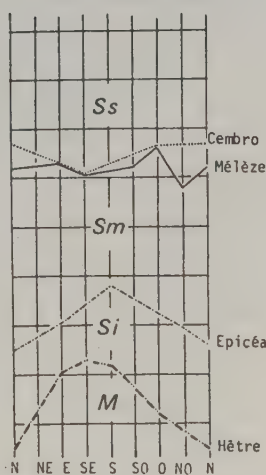
D'après J.L. Richard, la dynamique de la végétation peut être résumée ainsi. Sur les parties fraîchement déglacées s'installe, au bout de 3 ou 4 ans déjà, une végétation pionnière (stade a de la figure VIII-9) formée par *Oxyria digyna*, *Cerastium pedunculatum*, *Linaria alpina*, qui s'enrichit progressivement jusqu'à 25-30 ans de *Gnaphalium supinum*, *Artemisia mutellina*, etc., et de Mousses comme *Racomitrium*. Après 30 à 60 ans s'installent des espèces de pelouse, en particulier *Trifolium pallescens*



LIMITE DES ARBRES ISOLÉS



LIMITE DE LA FORÊT



EXPOSITION

Fig. VIII-8. Un exemple de la subdivision du Subalpin en sous-étages: valeur moyenne de la limite supérieure des différentes espèces dans des stations des Alpes de Berchtesgaden situées en zone préalpine (I), intermédiaire (II) et au début de la zone interne (III): la limite des forêts est formée en I par la pessière subalpine, qui occupe le Subalpin inférieur, Si; en III par la série du Pin Cembra et du Mélèze qui s'élève dans le Subalpin moyen, Sm; le Subalpin supérieur, Ss, ne comporte que des arbres isolés (d'après Köstler et Mayer, 1970, modifié).

et *Tr. badium*, *Lotus corniculatus*, *Juncus trifidus*, *J. jacquini*, et des Saules nains, dont *Salix retusa* (stade b). Moiroud a montré par ailleurs le rôle important de ces Trèfles dans l'enrichissement précoce des sols en azote. A partir de 50-60 ans apparaissent les premières espèces ligneuses (stade c) : *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron ferrugineum*, *Empetrum hermaphroditum*, et

de jeunes exemplaires de *Picea abies*, de *Larix decidua*, de *Populus tremula*. L'ombre créée par la croissance de cette végétation ligneuse provoque la disparition des espèces de pelouses, et il se constitue un premier groupement arboré. Mais celui-ci n'est pas encore le climax : en effet, les espèces scia- philes liées au microclimat forestier de la Cembraie, comme *Listera cordata*, *Oxalis*

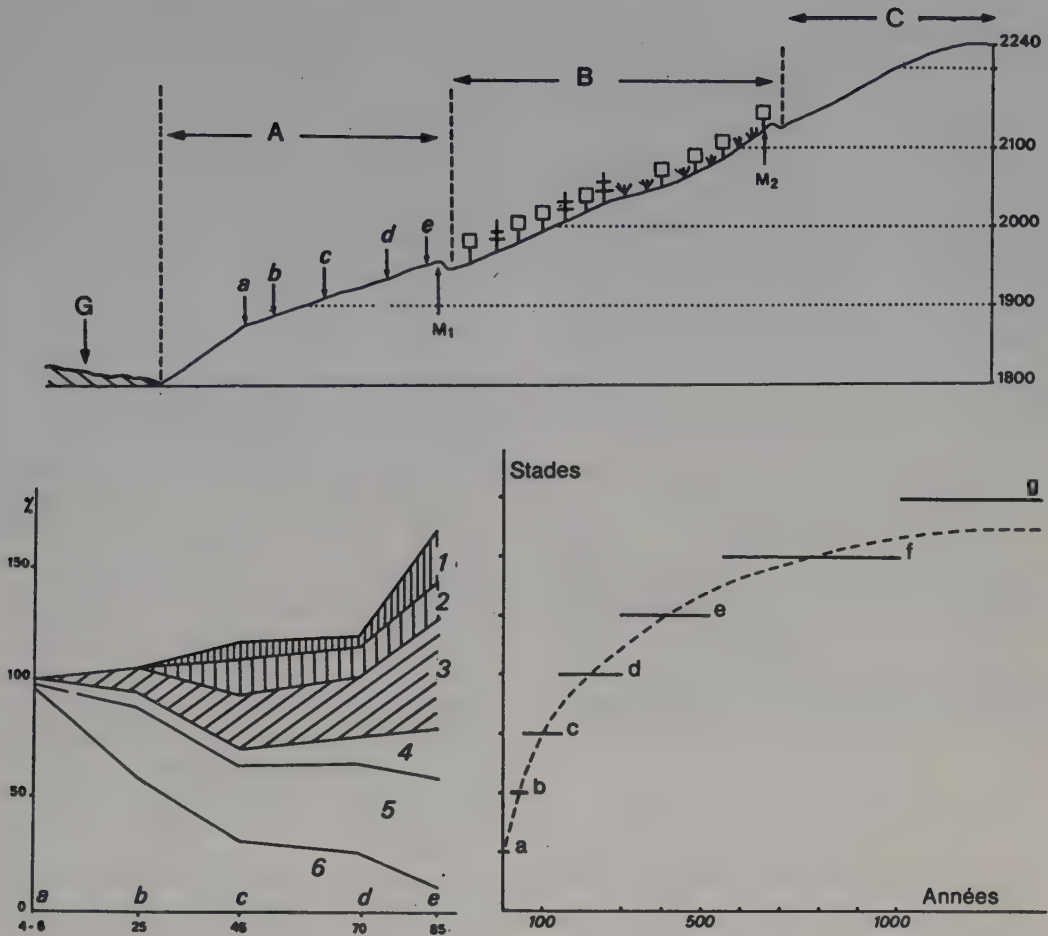


Fig.VIII-9. Un exemple de dynamisme de la végétation dans le Subalpin: la recolonisation des moraines libérées par le recul du glacier d'Aletsch (Valais). En haut, coupe transversale du bord morainique (d'après J.L. Richard, 1973): G, glacier actuel; A, moraine latérale récente, dégagée depuis 100 à 150 ans; a à e, placettes d'observation correspondant aux stades de colonisation décrits dans le bas de la figure et dans le texte; B, moraine plus ancienne, avec Mélèze, Pin cembro et *Salix helvetica*; C, moraine de Daum (7000 av. J.C.), Subalpin supérieur à landes. En bas à gauche, observations diachroniques sur une même placette; a à e, stades successifs de la végétation; 1, pourcentage de la surface occupé par des arbres de plus de 2 mètres; 2, petits arbres et arbustes; 3, arbustes bas de moins de 50 cm; 4, strate herbacée; 5, Mousses et Lichens; 6, sol encore nu (le total dépasse 100 % car les strates se recouvrent partiellement) (d'après Lüdi, 1945). En bas à droite, estimation de la durée des différents stades (d'après Braun-Blanquet).

acetosella, *Dryopteris dilatata*, *Adenostyles alliariae*, et *Pinus cembra* lui-même qui au début n'existe qu'en sous-étage, ne s'implantent qu'après 100 ans ; et il faut au moins 200 ans pour former un podzol humo-ferrugineux recouvert d'humus brut et de Mousses dont la présence éliminera complètement les espèces pionnières. En versant

Sud, ou au-dessus de 2.000 m. d'altitude, l'évolution est encore plus lente.

On remarquera que les différents stades ont une durée très inégale, les stades pionniers étant relativement éphémères et la formation du climax au contraire très lente. Braun-Blanquet avait déjà montré cette dilatation progressive de la durée des stades successifs.

C — Les groupements herbacés

Ils occupent une surface importante ; favorisés par la déforestation et le pâturage, ils peuvent même recouvrir l'essentiel du Subalpin. Bien qu'une partie d'entre eux (comme le *Festucetum paniculatae*) soient limités à l'étage subalpin, la plupart sont en continuité avec les groupements de l'étage alpin et seront traités plus loin avec cet étage, sous le terme général de "végétation supraforestière".

1) Les groupements de rochers et d'éboulis

Ils sont relativement mal caractérisés. Les conditions écologiques de ces types de station favorisent la remontée d'espèces thermophiles, de sorte que la composition comprend souvent un mélange de contingents montagnard et alpin. Comme dans les autres étages, ils renferment l'essentiel des espèces endémiques.

2) Les groupements de marais

Ils sont assez développés grâce à l'importance des formes tabulaires créées par le modelé glaciaire et ont été moins remaniées par l'érosion ultérieure que dans le Montagnard et dans l'Alpin. A signaler ici encore, comme dans l'étage montagnard, l'importance prise par les tourbières, qui font défaut dans l'Alpin.

3) Les groupements de pelouses fermées

Parmi eux, nous mentionnerons seulement ceux qui sont particuliers à l'étage subalpin ou y présentent leur optimum. Sur silice, ce sont les associations à *Festuca varia* sur pentes rocailleuses d'exposition Sud, et à *Festuca paniculata* (= *F. spadicea*). Sur calcaire, c'est essentiellement l'association à *Sesleria varia* et *Carex sempervirens* (*Seslerieto-Semperviretum*), formant des pelouses en gradins, à faible recouvrement, sur rendzines squelettiques, dites "pelouses écorchées" ; sur les replats et les sols plus favorables, elles laissent la place à des grou-

pements à *Festuca violacea* et *Trifolium thalii*, à *Carex ferruginea*, à *Festuca rubra*.

4) Les groupements de hautes herbes ou Mégaphorbiaies

Ils sont intermédiaires entre les groupements herbacés précédents, par la nature de leurs espèces formatrices, et les landes par leur écologie de peuplements hauts et fermés. Ce sont des formations de 1 à 2 m. de hauteur, denses, constituées surtout de Dicotylédones et notamment de grandes Composées comme *Adenostyles* et *Petasites*, *Achillea macrophylla*, *Cirsium montanum*, *Cicerbita alpina*, d'Ombellifères comme *Peucedanum ostruthium*, *Chaerophyllum hirsutum*, des Fougères à longues feuilles (*Athyrium*, *Dryopteris*, *Aspidium*) ; *Tozzia alpina* est un parasite commun sur les racines des *Petasites*. La plupart de ces espèces sont des Hémicryptophytes dont les parties aériennes se renouvellent presque totalement chaque année ; du fait de l'importante biomasse et de ce renouvellement, qui impliquent une forte productivité, les Mégaphorbiaies demandent des conditions écologiques particulièrement favorables :

- une alimentation suffisante et régulière en eau, qui entraîne leur localisation sur des versants humides recevant pendant l'été des eaux de fonte des neiges situées en amont, ou dans des combes fraîches alimentées par des résurgences ;

- une réduction de la transpiration, par la situation en versant Nord et souvent sous un couvert forestier ;

- une bonne alimentation minérale, en relation avec les sols colluviaux sur lesquels elles s'installent de préférence, le lessivage latéral et, lorsqu'elles sont associées à *Alnus viridis*, ce qui est fréquemment le cas, l'enrichissement du sol en azote par les nodosités de l'arbuste (L. Richard, 1983).

Dans les massifs périphériques, les Mégaphorbiaies se rencontrent essentiellement dans les niveaux les plus humides,

c'est-à-dire dans le Montagnard supérieur et dans le Subalpin inférieur ; une partie se trouve à découvert, une autre sous forêt et notamment sous forme de Pessières à hautes herbes. Dans les Alpes intermédiaires et internes, elles tendent à se localiser dans le Subalpin, notamment dans les Mélézeins dont le couvert léger permet une photosynthèse active du sous-bois.

En dépit de la fertilité du milieu, les Mégaphorbiaies ne constituent pas des parcelles favorables à l'extension ou à la régénération de la forêt, en raison de la difficulté d'implantation et de survie des plantules de résineux dans un sol déjà occupé par les parties souterraines des hautes herbes et fortement ombragé par leur grandes feuilles.

D — Les fruticées

L'importance des landes est relativement beaucoup plus grande dans le Subalpin que dans les autres étages et leur rôle physionomique est considérable dans le Subalpin supérieur, en raison de la place plus réduite des forêts.

Les unes sont des formations à feuilles caduques (*Alnus viridis*, *Salix*, *Vaccinium*) et sont de grandes consommatrices d'eau qui se localisent dans les stations concaves et à long enneigement (fig. VIII-10, A et B), les autres sont à feuilles persistantes (Rhododendron, qui demande aussi une protection nivale ; *Juniperus*, *Arctostaphylos*, *Empetrum*).

Les landes subalpines sont classées ci-après par ordre décroissant de leur biomasse ; celle-ci est toujours relativement grande et comprend une forte proportion de parties souterraines et de litière (fig. VIII-10C).

1 — LA BROUSSE DE PIN MUGO

Considérée ici comme une formation arborée climacique, et donc comme une série dynamique, elle est étudiée plus loin, en E.

2 — LA BROUSSE D'AUNE VERT, OU *ALNETUM VIRIDIS* (fig. VIII-11)

Elle a fait l'objet d'une monographie très détaillée de L. Richard (1967, 1968, 1969). Son optimum se situe dans le Subalpin inférieur et elle peut occuper, dans les massifs très arrosés des Préalpes du Nord, jusqu'à 8 % de la surface de l'étage ; mais elle descend souvent dans les vallons humides de l'étage montagnard, jusqu'à 1.000 m. et même au-dessous. L'Aune vert est une espèce très exigeante en eau en raison d'une transpiration intense et il se localise, comme les Mégaphorbiaies auxquelles il est fréquemment associé, dans des situations topographiques bien alimentées par le ruissellement et les eaux de fonte (pentes de versant Nord, combes). Il s'installe surtout sur des dépôts colluviaux profonds et forme un sol de mull, enrichi en azote par la fixation symbiotique due aux nodosités à *Actinomyces* de ses racines. Le plus souvent la brousse d'*Alnus viridis* constitue un groupement permanent qui peut occuper de grandes surfaces d'un seul tenant ; mais elle évolue fréquemment vers la série subalpine de l'Épicéa et parfois vers le Mélézein.

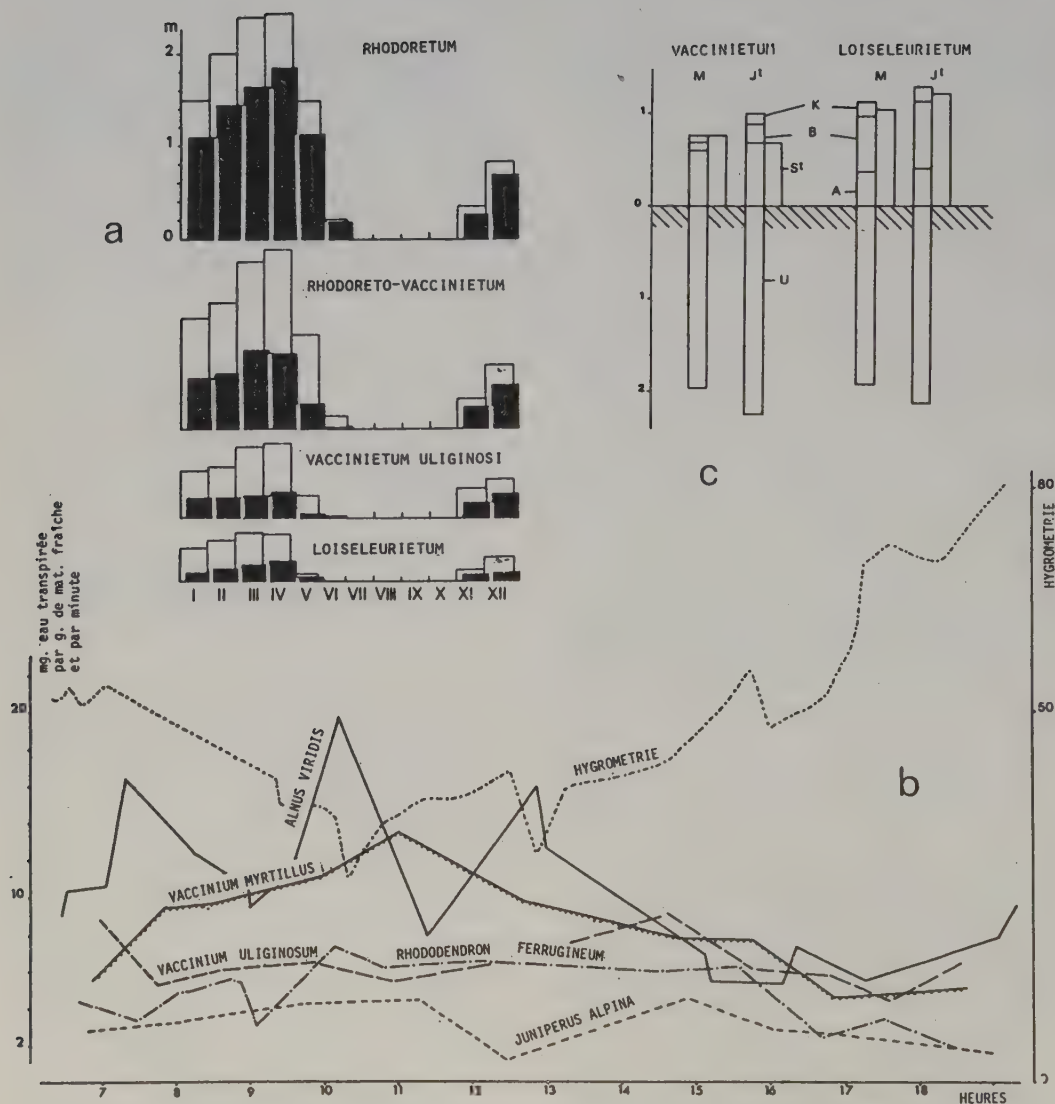


Fig.VIII-10. Ecophysologie des landes subalpines.

a, hauteur et durée de la couverture nivale dans quatre types de landes, pour deux stations des environs d'Obergurgl (Tyrol), vers 2 200 m, l'une très enneigée (en blanc), l'autre moins enneigée (en noir) (d'après Turner, in L. Richard, 1968). b, transpiration des différentes espèces au cours de la journée (d'après L. Richard, 1969): forte exigence de l'Aune vert, relative résistance à la sécheresse du Genévrier nain. c, variations saisonnières (M, mai, Jt juillet) de la biomasse dans une lande à *Vaccinium* et une lande à *Loiseleuria*: A, axes; B, feuilles; K, bourgeons; St, litière; forte prédominance des parties souterraines U (d'après Cernuska).

3 — LES GROUPEMENTS A SAULES ARBUSCULEUX

Moins répandus que l'*Alnetum*, ils sont hétérogènes, mal étudiés et en partie anthropiques. On peut citer parmi les principaux :

— des brousses ressemblant physiologiquement à l'*Alnetum viridis*, souvent mêlées à celui-ci ou à des Mégaphorbiaies, et localisées comme eux en versant Nord, à *Salix hastata* (Lacoste, 1972), *S. glauco-cinerea*, *S. helvetica* ;

— des peuplements de grands Saules (*S. pentandra*, *S. appendiculata*), atteignant plusieurs mètres de haut et formant des sortes de forêts-galeries (*Salicetum pentandrae*) le long des talwegs humides, à la fois dans le Subalpin et dans le Montagnard où ils cèdent plus bas la place à l'*Alnetum incanae* (Braun-Blanquet et Sutter, 1982) ;

— des landes basses, à *Salix caesia*, *S. foetida*, *S. waldsteiniana* et autres, le long de ruisseaux à faible pente ou au bord de marais.

4 — LES RHODORAIES ET LES VACCINIAIES

Rhododendron ferrugineum et les divers *Vaccinium* forment les classiques "landes d'arbrisseaux nains" (*Zwergstrauchheiden*) maintes fois décrites. Leur composition paraît très homogène d'une région à l'autre des Alpes, mais elles ont été divisées en de très nombreux sous-groupements (voir Schweingruber, 1972). Une partie se trouve en mosaïque avec la forêt de Cembro et de Mélèze ; une autre partie surmonte celle-ci dans la zone de combat (*Rhodoreto-Vaccinietum extrasilvaticum*). Ces Rhodoraies exigent une protection nivale assez longue (fig. VIII-10B) et sont localisées dans les parties concaves, mais sur des sols plus médiocres que les landes à Aune et à Saule.

Rappelons que les formations à *Rhododendron hirsutum* sont traitées plus loin avec la série du Pin mugo.



Fig. VIII-11. La brousse d'Aune vert (cl. L. RICHARD). Remarquer la flexibilité de la base des tiges, couchées par la neige et qui peuvent constituer un plan de glissement qui est parfois à l'origine d'avalanches.

5 — LES LANDES A *JUNIPERUS ALPINA* ET/OU A *ARCTOSTAPHYLOS UVA-URSI*

Ce sont, au contraire des groupements précédents, des associations xérophiles développées sur les versants Sud et les pentes peu enneigées, et dont la fréquence augmente en allant vers le Sud de la chaîne. Elles se trouvent de préférence, mais non exclusivement, sur silice. Le plus souvent elles persistent sous forme de groupements permanents, subclimaciques, formant l'alliance du *Juniperion nanae* et qui ont parfois été interprétés comme une "série du Genévrier nain". Mais dans les Alpes sud-occidentales, et aussi dans les Pyrénées, leur évolution conduit généralement à un boisement en *Pinus uncinata*.

6 — LES LANDINES

On désigne ainsi des formations frutescentes rases, à arbustes prostrés, se trouvant dans des stations très exposées au vent et à court enneigement ; de ce fait, elles se distinguent écologiquement de la plupart des autres fruticées subalpines qui exigent au contraire une longue protection nivale, et Wagner (1970) les considère comme appartenant plutôt à l'étage alpin. Les espèces caractéristiques sont *Empetrum hermaphroditum* et *Loiseleuria procumbens* ; la richesse en Lichens des genres *Cladonia* et *Cetraria* est également caractéristique (*Empetro-Vaccinietum*, *Loiseleurio-Cetrarietum*, Braun-Blanquet et al., 1954).

E — Groupements forestiers et séries de végétation

La richesse floristique de la chaîne alpine entraîne la pluralité des climax arborés de l'étage subalpin - ce qui n'est pas le cas dans la plupart des autres montagnes européennes (voir fig. XIII-6) - et a conduit, pour l'ensemble de la chaîne, à la distinction de six séries de végétation (Ozenda, 1966 — Ozenda et Wagner, 1975), que l'on peut ranger en trois groupes (fig. VIII-12).

a) Deux d'entre elles, les séries subalpines de l'Épicéa et du Sapin, correspondent à une pénétration de ces essences, essentiellement montagnardes, dans le Subalpin inférieur. Il faut souligner qu'il ne s'agit pas d'une simple "extrapolation" de la végétation de l'étage montagnard, mais de groupements végétaux subalpins bien autonomes.

b) Trois autres séries, affines entre elles, caractérisent surtout les massifs périphériques, mais leurs aires ne se superposent pas. La plus importante est la série du Pin mugo,

très caractéristique des Préalpes orientales Nord et Sud, existant aussi dans la partie orientale de l'axe intra-alpin, et très sporadiquement dans une partie des Alpes occidentales. A l'Ouest, elle est relayée par la série préalpine du Pin à crochets (*Pinus uncinata*), bien développée dans les Préalpes de Suisse occidentale, de Savoie et du Dauphiné, et présente aussi dans le Sud du Jura. En Haute-Provence et dans une partie des Alpes ligures, cette dernière est remplacée à son tour par une végétation très particulière, presque totalement asylvatique, et que nous nommons Série altiméditerranéenne. Ces trois séries ont, en dépit de leur diversité et de leur séparation dans l'espace, des caractères communs : une parenté écologique (plateaux et crêts calcaires, relative xérophilie), la médiocrité de la couverture arborée, et le fait qu'elles sont toutes en limite d'aire. L'altitude modeste des massifs préalpins les confine pratiquement, mais non obligatoirement, à l'étage subalpin inférieur.

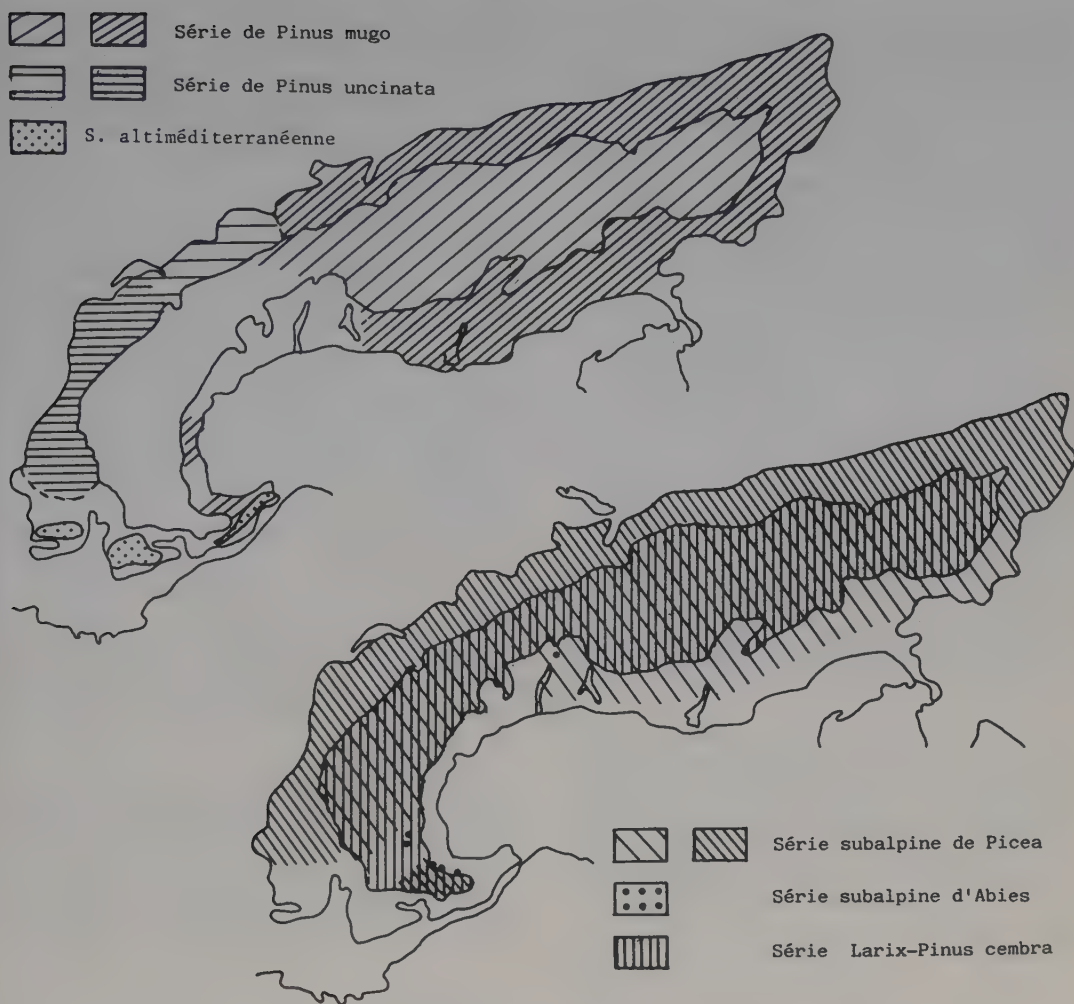


Fig.VIII-12. Répartition approximative des séries de végétation subalpines dans la chaîne des Alpes.

c) Le Subalpin de l'axe interne est occupé presque entièrement (sauf là où l'Épicéa et le *Pin mugo* pénètrent dans sa base) par une série unique mais très multiforme, présente d'une extrémité à l'autre de l'arc alpin, et caractérisée par le *Pin cembro* et le *Mélèze*.

Il ne semble pas justifié de distinguer une série de l'Aune vert, ni une série du Genévrier nain.

Dans la description des séries, on ira des séries externes ou localisées à l'étage subalpin

inférieur, vers la série du *Pin cembro* et du *Mélèze* qui sera étudiée en dernier lieu parce qu'elle est intra-alpine, qu'elle a son centre de gravité dans le Subalpin moyen, et qu'elle est la plus diversifiée.

1 — SÉRIE SUBALPINE DE *PICEA ABIES*

Alors que le centre de gravité de l'Épicéa se trouve nettement dans l'étage montagnard, sa répartition dépasse vers le haut celle du Hêtre et du Sapin (voir fig. VII-6) et il

pénètre largement dans la base de l'étage subalpin en formant une bande assez régulière, ordinairement de 200 à 400 m. d'amplitude, présente à toutes expositions, mais moins développée et plus pauvre en adret.

Cette formation, classique depuis qu'elle a été décrite pour la première fois par Braun-Blanquet en 1938, est souvent en continuité physionomique avec le Montagnard supérieur et de ce fait difficile à séparer en zone externe de la Hêtraie-Sapinière à Épicéa dominant, et plus encore en zone interne du *Piceetum montanum* avec lequel elle constitue un complexe à la fois continu et appauvri. Elle est pourtant sensiblement différente des Pessières montagnardes, à la fois dans sa composition et dans son écologie (fig. VIII-13) : les Épicéas sont ici moins denses, ont généralement une forme colonnaire qui paraît être un accommodat en relation avec la forte niviosité, et la composition du sous-bois est nettement faite d'espèces subalpines.

La série subalpine de l'Épicéa domine largement dans les Préalpes du Nord, du Dauphiné à la Basse-Autriche ; elle y est toutefois en concurrence avec celles de *Pinus mugo* et de *Pinus uncinata* avec lesquelles elle forme souvent des mosaïques en leur abandonnant les sols les plus rocheux. Elle pénètre fréquemment dans la zone

intra-alpine, mais dispute moins facilement le terrain à la série du Pin cembro et du Mélèze. Elle est rare ou absente dans toutes les Alpes du Sud, sauf localement comme dans les Alpes maritimes ou le Nord de la Carinthie.

Dans l'aire principale, qui concerne la moitié Nord des Alpes orientales, H. Mayer (1974) distingue trois associations : *Homogyno-Piceetum* sur silice, *Adenostylo glabrae-Piceetum* sur calcaire (l'une et l'autre comportant plusieurs sous-associations) et *Adenostylo alliariae-Piceetum* dans des stations à long enneigement. Elles s'étagent surtout entre 1.400 et 1.800 m. (fig. VIII-14) et constituent souvent, dans les Préalpes, la limite supérieure des forêts ; en zone interne elles forment aussi le Subalpin inférieur, mais sont surmontées par la série Cembro-Mélèze. Il est à signaler que la différence de composition entre les deux associations, silicicole et calcicole, semble plus importante que les différences par rapport aux associations correspondantes des Pessières internes montagnardes.

En Suisse, Ellenberg et Klötzli (1972) décrivent plusieurs associations subalpines à Épicéa : un *Piceo-Adenostyletum alliariae*, en exposition nord, entre 1.450 et 1.650 m., encore affine de l'*Aceri-Fagion* ; un *Larici-Piceetum*, en ubac également, mais entre



Fig. VIII-13. La forêt subalpine d'Épicéa, sur cristallin de la nappe de Silvretta, Vervalltal, Tyrol (cl. Schiechl et al.). Forme colonnaire des arbres. Au premier plan à gauche, un Pin cembro ; à droite, rhodoraie.

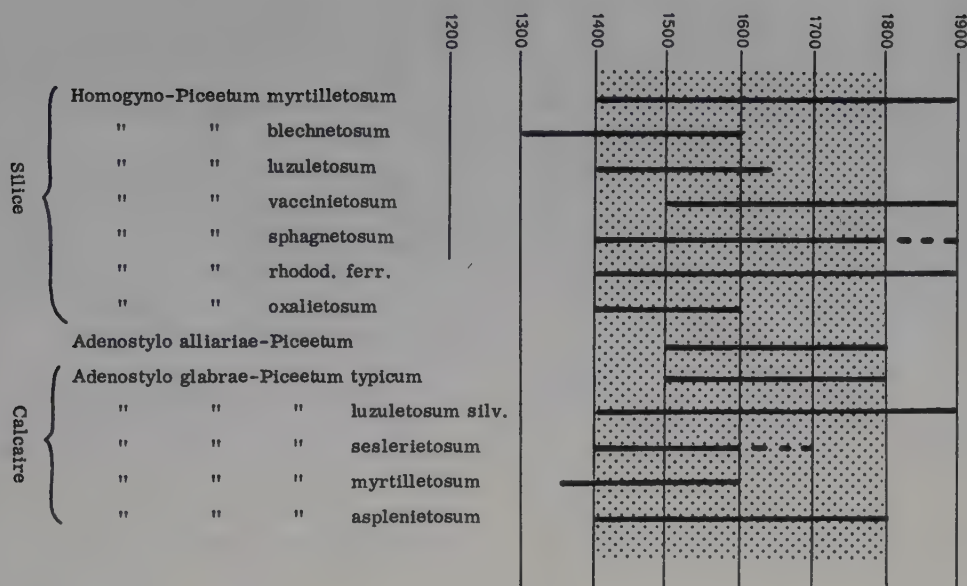


Fig. VIII-14. Associations et sous-associations de la forêt subalpine d'Épicéa, et leur répartition altitudinale, dans les Préalpes nord-orientales (d'après des chiffres de Mayer, 1974). En grisé, la partie principale de la série, correspondant sensiblement à la moitié inférieure du Subalpin, ici 1 400 - 1 800 m.

1 400 et 1 900 m. ; un groupement spécialisé à Sphaignes, le *Sphagno-Piceetum calagrostietosum villosae*, avec maximum entre 1 500 et 1 700 m., remplaçant en altitude et en zone interne un *Sphagno-Piceetum typicum*, préalpin et jurassien, qui appartient aux végétations satellites de Hêtraies.

En Savoie, les Pessières subalpines ont été étudiées par P. Gensac (1967) en Tarentaise et par C. Bartoli (1966) en Moyenne Maurienne où cet auteur reconnaît, entre 1 700 et 2 100 m., quatre associations : une Pessière xérophile d'adret, sur grès et schistes houillers, à forte dominance de *Vaccinium vitis-idaea* ; une Pessière xérophile d'adret, mais sur schistes lustrés, à *Arctostaphylos uva-ursi*, *Polygala chamaebuxus*, *Carex humilis*, groupement jeune sur sol peu évolué (colonisation récente d'anciens pâturages) ; une Pessière mésophile d'ubac, tant sur houiller que sur schistes lustrés, à sol ocre podzolique, à *Vaccinium myrtillus* abondant, à *Festuca flavescens*, *Calamagrostis villosa*, et sur Houiller à *Saxifraga cuneifolia* ; une Pessière mésohygrophile d'ubac, en contact avec l'Aunaie verte et enrichie de Mégaphor-

biaies (*Adenostyles*). Les deux groupements d'ubac contiennent en outre une proportion notable de Mélèze. L'ensemble montre une parenté étroite avec les groupements des Alpes suisses mentionnés plus haut.

La série subalpine de l'Épicéa manque dans les Alpes sud-occidentales, sauf dans l'ouest des Alpes maritimes où elle est reconnaissable dans les vallées de la Vesubie et de la Tinée, mais transformée sur une partie de sa surface en un mélèzein de substitution (voir ci-après, Série du Cembro et du Mélèze).

2 — SÉRIE SUBALPINE D'ABIES ALBA

On peut la définir schématiquement comme une "Sapinière à Rhododendron" développée en versant Nord (rarement Nord-Est ou Nord-Ouest) dans la base de l'étage subalpin (entre 1 550 et 1 900 m.), généralement mais non nécessairement en continuité avec une Sapinière montagnarde. Ce groupement semble avoir été observé pour la première fois dans la région tessinoise par

Kuoch (*Rhododendro-Abietetum*, 1954 ; *Luzulo-Abietetum rhododendretosum*, Mayer 1974) en ubac siliceux, sur sol brun à moder ou sol podzolique. Il a été décrit par Cadel et Gilot dans le Briançonnais (1963), puis par Barbero et Bono (*Rhodoreto-Abietetum*, 1970) sur le versant Nord du Mercantour (vallées des Bains de Vinadio et de Valdieri), dans les Alpes ligures (vallées du Pesio, de la Corsaglia et du Casotto) et signalé dans le Haut Val Germanasca.

Rhododendron ferrugineum, *Vaccinium Myrtillus*, *Festuca flavescent* sont constants. Les espèces subalpines sont majoritaires et témoignent d'une parenté avec la série précédente et avec celle du Mélèze : *Lonicera coerulea*, *Luzula sieberi*, *Lycopodium annotinum*, *Hupherzia selago*, *Calamagrostis villosa*, *Homogyne alpina*, parfois le Mélèze et le Cembro eux-mêmes. Mais les remontées montagnardes de la Hêtraie-Sapinière forment toujours un contingent important (*Prenanthes*, *Oxalis*).

Réciproquement, le groupement paraît pouvoir exister en enclaves sur des blocs ou éboulis dans l'étage montagnard, à la manière de l'*Asplenio-Piceetum*.

Le dynamisme n'a pas été étudié. Il est probablement analogue, sinon identique (importance de l'Aune vert, des espèces de Mégaphorbiaies) à celui de la série précédente : ainsi cette Sapinière semble pouvoir, comme la Pessière subalpine, se constituer par colonisation de certains Mélézeins du Subalpin inférieur (versant Ouest du Col du Mont-Genèvre en Briançonnais) qui sont peut-être déjà des Mélézeins de substitution.

La série paraît être le vicariant de la précédente dans les parties des Alpes où l'Épicéa est rare ou absent, ce qui est en accord avec sa localisation dans les Alpes du Sud ; elle existe d'ailleurs dans le Subalpin des Pyrénées (Gaussen, 1934 — Gruber, 1978), d'où l'Épicéa est précisément absent. Peut-être aussi est-elle en partie un reste de la grande extension altitudinale du Sapin au Subboréal : il s'agirait alors de stations-reliques, toujours placées sur des ubacs à hygrométrie élevée, dans lesquelles le Sapin,

favorisé par l'humidité, n'a pu être délogé par l'Épicéa (ce serait également le cas de certains *Abietetum* rélictuels dans le Montagnard des Alpes internes, comme ceux du Vintschgau).

Malgré sa très faible extension dans les Alpes, la Série est davantage qu'une simple curiosité et doit être conservée comme une série autonome, comme un cas-limite d'une formation plus importante ailleurs (Pyrénées) et autrefois dans la chaîne alpine.

3 — SÉRIE DE *PINUS MUGO*

Cette série est calcicole (parfois localement silicicole) et caractérise essentiellement les Préalpes du Nord et du Sud dans les Alpes centrales et orientales ; la limite ouest de son aire continue se situe sensiblement sur le 9^e méridien. Plus à l'ouest, des stations isolées existent jusque dans le Valais, le Val de Suse, les Alpes maritimes. Elle pénètre aussi dans la zone intra-alpine.

Vers l'Est et le Sud, elle se retrouve dans les Carpates, les Dinarides, l'Apennin central (fig. III-5 et XIII-1).

a) Dans l'aire principale (Préalpes nord- et sud-orientales)

Le groupement climacique est la brousse à *Pinus mugo* et *Rhododendron hirsutum* décrite par Vierhapper dès 1914 et dénommée *Pinetum mughi calcicolum* (Aichinger, 1935), *Mugeto-Rhododendretum hirsuti* (Braun-Blanquet, 1932), enfin *Rhododendro hirsuto-Mugetum prostratae typicum* (Mayer, 1974), nom souvent abrégé en *Mugetum*. Sur calcaire et dolomie, tolérant de fortes pentes, elle constitue un groupement de 2 à 3 m. de haut dans lequel les deux espèces formatrices sont accompagnées de caractéristiques comme *Lonicera caerulea*, *L. alpigena*, *Arctostaphylos alpina*, *Sorbus chamaemespilus*, *Calamagrostis varia*, avec des faciès à *Erica herbacea*, à *Rhodothamus chamaecistus* ; le Mélèze, l'Épicéa et l'Érable sycomore peuvent y pénétrer. Le sol est une rendzine.

Les descriptions relatives aux différentes parties de la chaîne (Suisse, Braun-Blanquet —

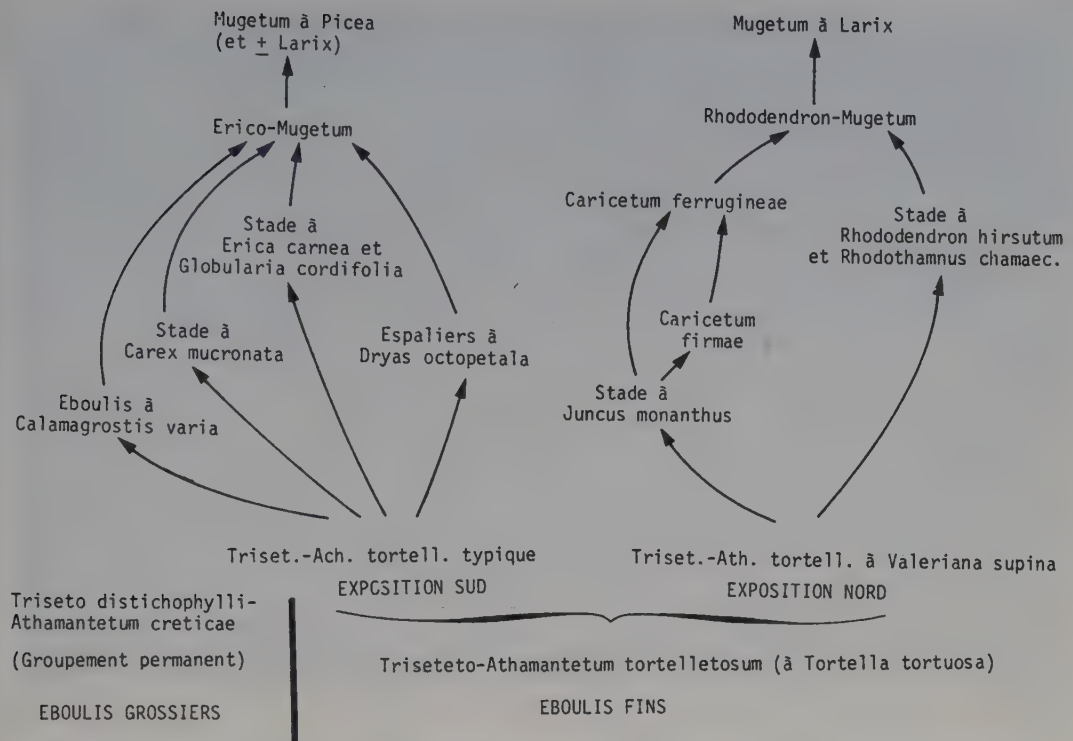


Fig.VIII-15. L'étagé subalpin en zone interne (Sarntal, Tyrol; cl. Pitschmann et al., 1980). Le premier plan (village de Durnholz, 1 530 m) est occupé par les prairies de l'étagé montagnard; en arrière la ceinture, ici discontinue, de Pin cembro et de Mélèze du Subalpin inférieur, surmontée d'une large ceinture de Pin mugo occupant le Subalpin supérieur.

Bavière, Lippert, 1966 et Seibert, 1968 — Karawanken, Aichinger, 1933 — Dolomites de Lienz, Wikus, 1959 — Stelvio, Pedrotti et al., 1974) sont concordantes ; le groupement paraît assez homogène, ses variantes et ses faciès sont comparables d'un massif à l'autre.

Le dynamisme semble, par contre, variable suivant les régions et les types de stations. Dans les Alpes de Berchtesgaden, les observations de Lippert (1966) peuvent être résumées par la figure VIII-15. Dans les Alpes sud-orientales, le dynamisme semble un peu différent et passe par des pelouses calcicoles du groupe du *Firmetum* et du *Semperviretum* (E. Wikus, 1960). Dans les Karawanken (Aichinger), le *Mugetum* succède à des pelouses à *Festuca pungens*, à *Carex firma*, à *Nardus*.

Ce dynamisme est souvent tronqué. Le *Mugetum* peut apparaître déjà comme groupement pionnier (Mayer) ; d'autre part

son évolution vers le faciès à *Épicéa* ou à *Mélèze* est exceptionnelle, et il représente le plus souvent un groupement climacique (ou un groupement permanent subclimacique), notamment sur les escarpements, les litho-sols, les couloirs d'avalanche (fig. VIII-16). Dans le Subalpin inférieur, il est intriqué avec la Série de l'*Épicéa* ; dans le Subalpin moyen, il forme ordinairement la limite supérieure de la végétation arborescente ; il ne s'élève pas dans le Subalpin supérieur.

Dans les Karawanken, Aichinger a décrit une variante acidophile (*Pinetum mughi silicicolum* ou *Rhodoreto-Mugetum vaccinetosum*), occupant le centre de peuplements basiphiles typiques, là où ces derniers ont suffisamment mûri pour que l'accumulation d'humus brut et un début de podzolisation permettent la présence de *Rhododendron ferrugineum*, de *Vaccinium myrtillus* et *V. vitis-idaea*, d'*Empetrum hermaphroditum* et de mousses acidophiles. Ce groupement est à rapprocher de la Pinède à *Rhododendron ferrugineum* mentionnée dans la série suivante.



Fig.VIII-16. Dynamisme de la Série de *Pinus mugo* dans les Alpes bavaroises (d'ap. Lippert, modifié).

b) Dans les Alpes occidentales

La série est ici sporadique et son existence n'est connue que depuis peu. Signalée tout d'abord au Mont Agnellino près de Casterrine (Haute-Roya) et dans une partie des Alpes ligures (Ozenda, 1954), elle a été étudiée dans ce massif par Bono (1965), Barbero, Bono et Poirion (1967, *Pinetum mughi ligusticum*), retrouvée plus au nord dans la vallée de Suse (Montacchini), et existe certainement sur d'autres adrets calcaires des Alpes piémontaises entre ces deux groupes de stations, dans la Haute-Stura notamment.

Les groupements arborés n'y forment, comme dans les deux séries précédentes, que des îlots réduits. Les fruticées sont des landes xérophiles à *Juniperus alpina*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Cotoneaster tomentosa*, en relation avec des pelouses à *Helictotrichon montanum* et à *Hieracium bifidum*, plus rarement à *Astragalus sempervirens*.

Tous les groupements de la série sont remarquables dans les Alpes ligures par la

présence d'espèces orientales, absentes ou exceptionnelles dans le reste des Alpes occidentales : *Daphne striata*, *Erica herbacea* (= *E. carnea*) qui accompagne la brousse de Pin mugo, *Carex firma* qui forme même ici, avec d'autres espèces caractéristiques (*Carex rupestris*, *Saxifraga coesia*) un *Firmetum* fragmentaire (Barbero et Charpin, 1970), *Festuca dimorpha* qui colonise les éboulis, *Carex mucronata* sur les vires, *Asplenium fissum* dans les karsts, *Tofieldia glacialis* (*T. pusilla*) dans les marais. Toutefois *Rhododendron hirsutum*, compagnon du Mugo partout ailleurs, manque ici ; il existe par contre, ainsi que *Erica herbacea*, dans les stations de Mugo sur cargneules et éboulis calcaires d'adret du Moyen-Valais (Richard et Pautou, 1983).

Il est possible que l'altitude, l'orientation, la nature géologique (dolomies triasiques) des Alpes ligures, reproduisant en plus modeste les conditions des Dolomites, soient à l'origine de cette curieuse avancée d'espèces et même de groupements orientaux subalpins qui sont une des originalités du secteur préligure.

c) Dans l'axe intra-alpin

Le *Mugetum* existe un peu partout, mais localisé, dans les Alpes orientales internes (*subalpine Strauchstufe auf Kalk*, Wagner, 1971) : Radstätter Tauern, Grisons, Dolomites. Il est dans ce cas difficile de le séparer des faciès à *Pinus mugo* de la série intra-alpine du Cembro et du Mélèze. C'est en tout cas à des faciès de cette dernière série qu'il faut rapporter des *Mugetum* sur silice décrits en quelques localités des Alpes intermédiaires et internes : *Rhododendron ferruginei-Mugetum prostratae*, Mayer, 1974 ; *Rhododendron-Vaccinium mugetosum* du Stelvio, Pedrotti et coll., 1974 ; *Laricetum* à *Pinus mugo*, *grex prostata*, Bono, 1969, du versant italien du Mercantour. Dans ce dernier le Pin est peut-être *Pinus pumilio* ; dans le Val Ferret, au sud du massif du Mont Blanc, de tels peuplements ont été observés sur vires ou éboulis cristallins et la morphologie des arbres comme celle des cônes correspondent bien à *Pinus pumilio* (Gapillout, in Richard et Pautou, 1983).

4 — SÉRIE PRÉALPINE DE *PINUS UNCINATA*

Cette série partage avec celle de l'Épicéa l'étage subalpin des massifs calcaires périphériques dans les Alpes nord-occidentales. Très souvent, comme on peut l'observer par exemple sur le plateau du Parmelan en Haute-Savoie, elle occupe les parties les plus roailleuses à lithosol, tandis que la série subalpine de l'Épicéa se trouve intriquée en mosaïque avec elle sur les parties en dépression ayant retenu un sol mieux formé. La série préalpine du Pin à crochets atteint son meilleur développement sur les plateaux karstiques de calcaire urgonien qui coiffent les sommets de la Chartreuse et surtout du Vercors.

Vers le Nord, elle se poursuit sur les hautes crêtes du Jura méridional. Son extension dans les Préalpes et le Jura suisses reste à déterminer, bien que *Pinus uncinata* lui-même et ses groupements typiques atteignent la Suisse orientale (fig. IV-10).

Le développement optimal semble être réalisé dans les hauts plateaux du Vercors, dont la structure tabulaire et l'altitude relativement élevée favorisent l'extension de la série, qui forme notamment une large bande continue tout le long de la bordure orientale de ce massif, du Moucherotte au Glandasse. C'est ici que se trouve probablement le plus vaste peuplement de *Pinus uncinata* des Alpes : une forêt claire, de recouvrement inférieur à 30 %, mais formant dans le Sud-Est du massif un quadrilatère de plusieurs milliers d'hectares.

Une étude détaillée des différents groupements et de leurs relations dynamiques a été donnée par Faure et Gilot (in Faure, 1968) et se trouve parfaitement résumée en un tableau de ces auteurs, reproduit plus haut (fig. III-3). La forme climacique principale est une Pinède claire, à sol de mor formé sur la litière d'aiguilles de Pin et permettant l'installation de *Rhododendron ferrugineum* (Gilot, 1967) ; mais elle est relativement rare et presque partout le terrain est occupé par des stades pionniers, ou au mieux par la pelouse à *Sesleria varia* qui est le groupement principal de la série (fig. VIII-17).

L'évolution n'est complète que sur les faibles pentes où les sols sont peu érodés, sinon des associations spécialisées calcicoles se maintiennent comme groupements permanents. Les groupements de la colonne de gauche de la figure III-3 correspondent à des stations xérophiles d'exposition Sud franche ou à forte pente, à sol très drainé ; les autres colonnes aux conditions mésophiles et notamment aux karsts à faible pente.

Vers le Sud, le Subalpin tient une large place dans le massif du Dévoluy. Il a été provisoirement rapporté presque en entier à la série du Pin à crochets (Cadel, Ozenda et Tonnel, 1963), l'Épicéa étant très localisé, le Pin cembro encore plus rare et le Mélèze probablement partout planté ; son étude est difficile en raison d'une exceptionnelle dégradation due à la fois à la nature ingrate du sol, à la vigueur des reliefs et à l'intensité du pâturage. La région a été totalement déboisée ; le Pin à crochets est lui-même exceptionnel, toujours à l'état de petit bosquets ou d'exemplaires isolés, et les seuls bois importants du massif se trouvent dans l'étage montagnard.

Dans le Ventoux, un bois de Pin à crochets situé en versant Nord sous la crête sommitale, associé à des landes à *Juniperus alpina*, des pelouses à *Androsace villosa* et *Carex rupestris* et un *Seslerieto-Semperviretum* à *Helictotrichon montanum*, appartient certainement à cette série dont il représente un lambeau-témoin méridional (Gobert et Pautou, 1969 — Barbero et Quezel, 1975 — Barbero et al., 1978). Un autre peuplement, situé également près de la crête, mais en versant Sud, associé à des landes à *Juniperus alpina*, *J. hemisphaerica* et *Arctostaphylos uva-ursi* et à des pelouses à *Ononis cenisia* et *Eryngium spina-alba*, serait déjà un faciès de la série subalpine altiméditerranéenne ou peut-être même (Barbero et Quezel, 1975) un avant-poste oriental des Pinèdes xérophiles ibéro-pyrénéennes. D'importants boisements de *Pinus uncinata* situés à plus basse altitude dans le Ventoux résultent de plantations.

Revenons vers le Nord. Dans la Grande Chartreuse, l'altitude relativement modeste et le style de relief très disséqué ne laissent que peu de place à l'étage subalpin, qui occupe seulement la partie terminale des sommets principaux. Ici encore, la série est développée surtout sur la ligne de hauts reliefs orientaux, culminant à 2.080 m. (Bartoli, 1967 — Ozenda, Repiton, Richard et Tonnel, 1964) ; elle est plus fragmentée qu'en Vercors et occupée principalement par les groupements d'éboulis et de pelouses ; les bosquets de Pin sont limités et la Rhodoraie n'existe que par lambeaux. Il en est de même plus au Nord, dans les massifs des Bauges (David, 1979) et les Préalpes de Haute-Savoie (L. Richard, 1970 et 1973). Elle est encore plus fragmentaire dans le Jura français, mais l'association du Pin à crochets y a été reconnue par J.L. Richard dès 1961 et décrite sous le nom de *Lycopodio-Mugetum* (modifié ensuite en *Lycopodio-Pinetum uncinatae*).

Dans les Préalpes et le Jura suisses, plusieurs associations subalpines à *Pinus uncinata* ont été décrites par divers auteurs ; dans Ellenberg et Klötzli, 1972, elles figurent comme *Erico-Pinetum montanae*, *Rhododendro hirsuti-Pinetum montanae* et *Rhododendro ferruginei-Pinetum montanae*, très probablement équivalents respectifs (ou vicariants

orientaux) des trois types de Pinèdes climatiques de Faure et Gilot. Un quatrième groupement, *Sphagno-Pinetum montanae*, est une association spécialisée de hautes tourbières, surtout montagnarde mais s'élevant dans le Subalpin inférieur.

Les deux premières de ces associations ont été décrites aussi, sous les termes de *Erico-Mugetum* et *Rhododendro hirsuti-Mugetum*, par Braun-Blanquet (1954) dans le Parc National Suisse ; mais d'après Mayer (1974, 189-192), il s'agirait de groupements en partie anthropiques, pionniers dans la recolonisation d'anciennes coupes de bois et destinés à évoluer vers la série du Cembro et du Méléze, qui y régénèrent déjà, ou des associations spécialisées à l'intérieur de cette même série. Ils sont à rapprocher du faciès à Pin à crochets de la série du Cembro-Méléze des Alpes sud-occidentales qui sera décrit ci-après. La série préalpine de *Pinus uncinata* ne semble pas exister authentiquement en zone intra-alpine.

Par contre notre série paraît sensiblement identique à la Série héliophile de *Pinus uncinata* sur calcaire distinguée par Rivas Martinez (1969) puis par Gruber (1978) dans le Subalpin des Pyrénées.

5 — SÉRIE SUBALPINE ALTIMÉDITERRANÉENNE

Cette série pose un des problèmes les plus difficiles, mais aussi les plus intéressants de la phytogéographie des Alpes du Sud. Les changements successifs survenus dans sa dénomination et dans son attribution tantôt au Montagnard, tantôt au Subalpin témoignent de son caractère original et de la complexité de ses affinités.

a) Répartition

Elle a été définie tout d'abord dans les Alpes maritimes et ligures (Ozenda, 1954) sous le nom de Série supérieure du Pin sylvestre, pour réunir des groupements xériques calcicoles situés au niveau de la limite Montagnard-Subalpin et observés d'une part sur de hautes crêtes des Préalpes de Grasse (Cheiron), et d'autre part sur des adrets calcaires de la zone intermédiaire au contact des premiers Mélézeins, notamment dans les régions de Beuil, de l'Authion et de la Haute-Roya.



Fig.VIII-17. Série préalpine de *Pinus uncinata*. Les deux vues sont prises dans le Massif de la Chartreuse, vers 1 900 m. En haut, un exemplaire de Pin torturé par le vent, sur la crête de Chamechaude; pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria varia* (cl. Plesnik). En bas, station de *Rhododendron ferrugineum*, sur sol acide formé sur les aiguilles de Pin accumulées dans une combe (cl. L. Richard).

Par la suite, la série a été reconnue comme formant tout l'étage culminant de l'ensemble des reliefs de Haute-Provence, quand leur altitude le permet (Ozenda, 1966). Les Préalpes de Provence forment en effet une série d'arcs ou de chaînons calcaires de direction dominante Est-Ouest, du Vaucluse à la vallée du Var, et dont une partie atteignent ou dépassent la cote 1.600, depuis le Ventoux (1.912 m.) jusqu'au Cheiron (1.776 m.).

Enfin les groupements caractéristiques de la série, et notamment les landes basses à *Astragale épineux*, ont été observés et décrits en de nombreux points, dans le Haut-Verdon (Lejoly, 1975), la Haute-Tinée (Lacoste, 1964), la Moyenne Vésubie (Barbero, 1968) et dans les Alpes ligures (Barbero et Bonin, 1969).

b) Composition

La végétation de cette série présente deux caractères généraux :

1) Son extrême dégradation

Elle est presque totalement dépourvue d'arbres (fig. VIII-18). Située en dehors de l'aire du Cembro et du Mélèze (sauf sur sa lisière Nord), elle ne présente guère que de maigres bosquets de Pin sylvestres souffreteux dans son horizon inférieur, et çà et là quelques Pins à crochets (Ventoux, Chamatte, Alpes ligures). Le Hêtre n'y pénètre pas, même à l'état prostré. Peu d'arbustes : un peu de Genévrier nain, exceptionnellement (Serre de Montdenier) le Genévrier sabine. Les pentes raides sont colonisées par des groupements d'éboulis et surtout, lorsque ceux-ci sont plus fins ou fixés, par des groupements herbacés à faible recouvrement ("pelouses écorchées") dont le plus fréquent est l'association à *Sesleria varia* et *Helictotrichon montanum*, vicariant méridional du *Seslerieto-Semperviretum*. Une plus faible déclivité favorise les landes basses ("landine") à *Astragalus sempervirens* et les faciès arbustifs ou sporadiquement arborés. La série est floristiquement riche en endémiques ou



Fig. VIII-18. Série subalpine altiméditerranéenne de Haute-Provence. A, lande très ouverte à *Juniperus alpina* avec quelques Pins sylvestres; B, faciès à *Helictotrichon sempervirens* dans des lapiaz. Sommet de la Chens, vers 1700 m (cl. P. Ozenda).

subendémiques des Alpes sud-occidentales (*Eryngium spina-alba*, *Allium narcissiflorum*).

2) Son caractère de haute montagne subméditerranéenne

Bien que située dans une position topographique et lithologique similaire (adrets calcaires), la série est pourtant bien différente de la précédente et n'en constitue pas une simple race géographique asylvatique. La parenté entre les deux séries est plus écologique que biogéographique, les différences sont profondes dans tous les groupements et à tous les stades du dynamisme. *Astragalus sempervirens*, *Juniperus sabina*, *Festuca dimorpha* témoignent d'affinités avec des groupements analogues des Pyrénées orientales (voir Baudiere et Kupfer, 1968), des montagnes centro-ibériques ou de l'Apennin, et ce rapprochement avec des formations de montagnes méditerranéennes est certainement une voie de recherche féconde.

c) Subdivisions

La série comporte plusieurs niveaux, dont l'inférieur est en continuité avec l'étage montagnard xérophile tandis que la partie principale est nettement subalpine ; ce qui explique que, suivant qu'on la considère plutôt en zone externe (Haute-Provence) ou en zone intermédiaire (Haut-Verdon), elle ait été placée tantôt dans le Montagnard supérieur (Ozenda, 1954 — Barbero, Bono, Ozenda et Mondino, 1973 — Ozenda et Wagner, 1975), tantôt dans le Subalpin (Ozenda, 1966 et 1982) comme nous le faisons ici.

Sur les pentes d'exposition plein Sud, l'étage montagnard de Haute-Provence est occupé par un faciès xérique de la Série mésophile du Pin sylvestre, où des Lavandaies d'altitude avec Buis et Genêt cendré peuvent s'élever jusqu'à 1.700 m., voire 1.900 m., passant progressivement à un Subalpin sans Pins et à Astragale épineux. Lacoste a effectivement décrit en Haute-Tinée, sous le nom de "Associations subalpines de pelouses sèches basophiles", trois horizons superposés : à la base, un groupement encore

montagnard à *Lavandula vera* et *Genista cinerea*, puis un *Astragalo-Onosmetum*, sous-association *ononidetosum cenisiae* représentant le niveau de transition (base du Subalpin), enfin l'*Astragalo-Onosmetum* sous-association *carlinetosum* (1.900-2.200 m.) et le *Seslerio-Avenetum montanae*, représentant à notre sens le Subalpin proprement dit.

Dans son étude du Haut-Verdon (1975), Lejoly apporte des données détaillées à partir desquelles la question semble maintenant claire. Il décrit :

1) D'une part une "Série supérieure du Pin sylvestre" qu'il attribue au sommet de l'étage montagnard et qui est en fait un niveau de transition où s'intriquent, entre 1.500 et 1.900 m. environ, en exposition Sud et Sud-Ouest, sur xérorendzines, des groupements des Lavandaies supérieures et de la base du Subalpin, comme le montre la succession dynamique proposée par cet auteur :

Éboulis à *Calamagrostis argentea* et *Galeopsis reuteri*
 Steppe à *Avena sempervirens* sur éboulis fixés
 Pelouse à *Sesleria varia* et *Avena montana*
 Landine à *Globularia cordifolia* et *Lavandula vera*
 Garrigue à *Lavandula vera* et *Genista cinerea*
 Bois de *Pinus sylvestris* à *Ononis cenisia*

2) d'autre part une "Série du Pin à crochets", subalpine franche, entre 1.900 et 2.200 m., dont le dynamisme est parallèle au précédent avec remplacement des groupements montagnards par des vicariants subalpins :

Éboulis à *Poa distichophylla*, *Trisetum distichophyllum*, *Allium narcissiflorum*, *Iberis candolleana*
 Steppe à *Avena sempervirens*, enrichie en subalpines
 Pelouse sur rendzine climacique et à forte pente, à *Sesleria varia* et *Avena montana*
 Landine à *Astragalus sempervirens* et *Globularia cordifolia*
 Garrigue à *Juniperus nana* et *Rhamnus pumila*
 Bois climacique très clair de *Pinus uncinata*

Nous préférons considérer qu'il s'agit de deux sous-séries altitudinales appartenant à un même complexe, qu'il vaut mieux regrouper dans notre Série altiméditerranéenne et maintenir dans l'étage subalpin, ce qui ne retranche rien à l'intérêt de l'analyse détaillée qu'en donne Lejoly.

6 — SÉRIE DE *PINUS CEMBRA* ET DE *LARIX DECIDUA*

Les deux espèces arborescentes qui caractérisent cette série sont endémiques de l'ensemble alpine-carpatique et sont l'une et l'autre affines de deux espèces voisines dont l'aire s'étend en Sibérie (fig. VIII-19).

L'aire alpine du Mélèze a été représentée plus haut (fig. II-2) : elle couvre tout l'axe alpin, avec d'importants débordements vers les Préalpes du Nord et du Sud dans les Alpes centrales et orientales. Le Mélèze est indifférent à la nature du sol. Son adaptation à la haute altitude consiste dans la caducité des aiguilles : c'est le seul Conifère européen caducifolié. Il descend fréquemment dans l'étage montagnard, où il a probablement différencié des écotypes à plus longue période végétative. Il présente une grande tolérance vis-à-vis du montant des précipitations, qui peuvent varier de 500 à 2.000 mm ; mais même sous climat humide, au Tessin par exemple, il reste lié à des stations peu embrumées et à climat lumineux. Dans les Alpes orientales, il a fait l'objet de l'ouvrage fondamental de Tschermak (1935). En dehors des Alpes, il n'existe que dans les Tatras et que dans quelques stations de leur avant-pays, où il est peut-être représenté par une variété différente (var. *polonica*).

Le Pin cembro est encore plus étroitement lié à l'axe intra-alpin (fig. VIII-20), avec débordements sur une partie des Alpes intermédiaires (par exemple dans les massifs siliceux du Dauphiné) et quelques avant-postes préalpins, en Autriche notamment. Il existe, plus isolé, dans les Tatras et dans les Alpes de Transylvanie. Il est, de tous les ligneux d'altitude, le plus résistant au froid, pouvant supporter des températures de -40°C ; le mécanisme physiologique de cette résistance est encore mal connu en dépit de nombreuses études ; il ne serait pas lié à une augmentation de pression osmotique comme on l'avait pensé, mais plutôt à une déshydratation du contenu cellulaire. Les aiguilles sont persistantes, mais la période végétative est néanmoins de courte durée avec un maximum en juillet (voir plus haut, fig. VIII-4). Son apparente préférence pour les sols siliceux est peut-être due à ce qu'il est surtout localisé dans l'axe continental qui est lui-même siliceux ; il s'observe aussi, beaucoup moins fréquemment il est vrai, sur calcaire.

De prime abord, la série du Pin cembro et du Mélèze semble très homogène tout le long de l'arc alpin : ses constituants caractéristiques, les deux arbres et les landes à Rhododendron et à Vaccinium, se retrouvent depuis l'Autriche orientale jusqu'aux Alpes maritimes. Mais un examen plus attentif



Fig. III-19. Aire générale du Mélèze d'Europe et du Pin cembro; leurs relations avec les espèces sibériennes affines.

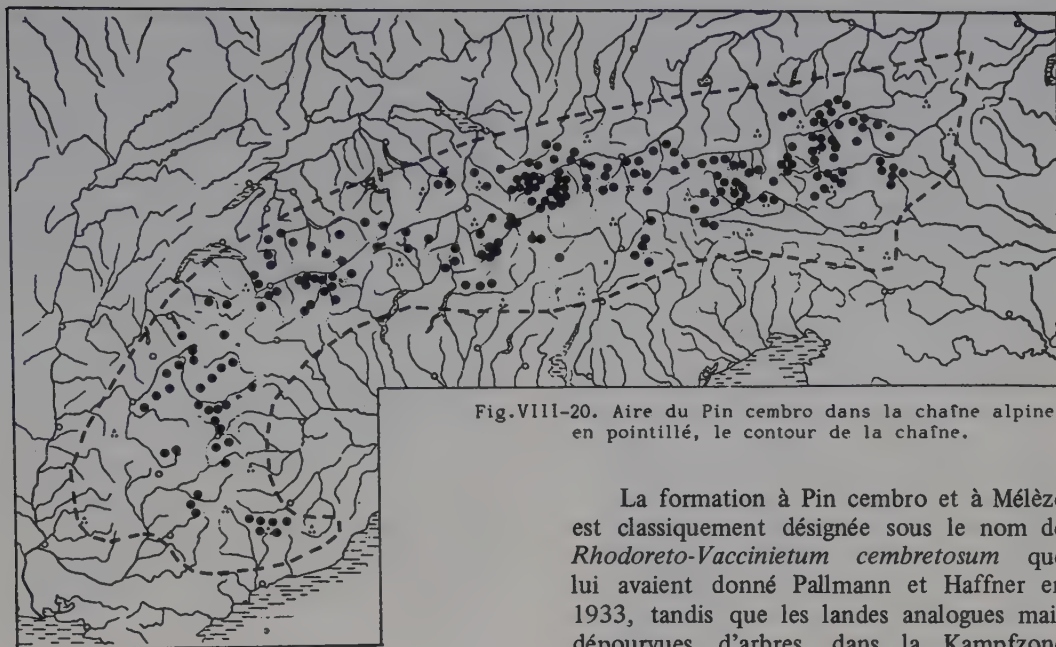


Fig.VIII-20. Aire du Pin cembro dans la chaîne alpine; en pointillé, le contour de la chaîne.

montre que la composition présente des variations régionales, et surtout qu'elle se modifie progressivement du Nord au Sud avec intervention, dans les parties méridionales de la chaîne, du Pin à crochets et de landes xériques. De ce fait, nous seront conduits à étudier séparément, d'abord le cas général et ensuite le cas particulier des Alpes sud-occidentales.

a) Dans les Alpes orientales et centrales (fig. VIII-21)

La série peut se rencontrer à toutes expositions, sous ses différents faciès, mais elle est typique aux expositions Nord et Nord-Ouest, à des altitudes généralement comprises entre 1.700 et 2.200 m., c'est-à-dire dans l'étage subalpin moyen. Le Pin cembro et le Mélèze sont presque toujours bien représentés ; l'Épicéa et le Pin à crochets sont présents (ce dernier dans les Alpes centrales seulement). La strate herbacée comprend *Rhododendron ferrugineum* (parfois *Rh. hirsutum* dans les stations calcaires), les trois *Vaccinium* (*myrtillus*, *uliginosum*, *vitis-idaea*), *Lonicera coerulea* et, sur les versants Sud, *Juniperus alpina*.

La formation à Pin cembro et à Mélèze est classiquement désignée sous le nom de *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum* que lui avaient donné Pallmann et Haffner en 1933, tandis que les landes analogues mais dépourvues d'arbres, dans la Kampfzone notamment, ont été désignées sous le nom de *Rhodoreto-Vaccinietum extrasilvaticum*. Cette nomenclature est critiquable car elle semble sous-entendre que le groupement fondamental est celui de la lande et que la forêt n'en est qu'un faciès arboré ; les autres termes parfois utilisés, comme *Rhododendro-Cembretum* (J.L. Richard, 1968) prêtent à la même critique. En fait le Mélèze, et aussi dans une moindre mesure le Pin cembro, sont des colonisateurs de places vides ; ils régénèrent mal dans un groupement frutescent dense, et le dynamisme de la série ne passe pas nécessairement par le boisement de la lande à Ericacées. Le développement de celle-ci est plutôt synchrone de celui des arbres et elle paraît maintenue en partie par l'action humaine et notamment par le pâturage dans le Subalpin supérieur, tandis que dans les niveaux inférieur et moyen du Subalpin, la vitalité des arbres est suffisante pour aboutir à un groupement fermé sous lequel la lande régresse alors.

La véritable essence climacique serait le Pin cembro (appelé Arole, Arve ou Zirbe) tandis que le Mélèze serait souvent une espèce transitoire subclimacique, formant une sorte de forêt de substitution temporaire : Braun-Blanquet (1950) a décrit effectivement cette succession sur de longues moraines abandonnées par le recul des glaciers ;

Ellenberg (1973) insiste lui aussi sur le décalage dans le temps des phases optimales des deux arbres, le Mélèze plus exigeant en lumière, dont les graines sont d'une dissémination plus facile et germent aisément sur les sols nus, constituant une sorte de pionnier que le Cembro remplace progressivement pour former, lui, le véritable climax ; cet auteur établit une comparaison avec l'évolution d'un groupement de plaine, le *Quercus-Betuletum* dans lequel le Bouleau joue un rôle transitoire et cède progressivement la place au véritable climax, le Chêne pédonculé.

Ellenberg et Klötzli (1972), décrivent en Suisse une association unique qu'ils dénomment *Larici-Pinetum cembrae* ; mais d'après la nature de la roche et d'autres conditions de milieu, tels que le degré de maturité du sol, son alimentation en eau, l'exposition, on peut distinguer de nombreux sous-types dont un inventaire détaillé est donné par H. Mayer (1974). On peut tenter, tout en conservant la nomenclature de cet auteur, de les regrouper selon leur écologie de la manière suivante.

1) *Larici-Cembretum* typique, sur roche silicatée

C'est le prototype de l'association, le plus riche et le mieux caractérisé floristiquement, à l'état optimal dans l'axe interne proprement dit où il constitue souvent un étage net entre 1.800 et 2.300 m. environ, mais fréquent également dans la zone intermédiaire. On peut distinguer plusieurs sous-associations, dans l'ordre de qualité décroissant :

— *Larici-Cembretum myrtilletosum* : le Pin cembro y est vigoureux, souvent pur, le Mélèze étant plus rare, l'Épicéa sporadique. Le Rhododendron existe seulement en clairière, la strate herbacée contient quelques raretés, *Linnaea borealis*, *Listera cordata*. Le sol est un podzol peu humifère. L'exposition est toujours en ubac.

— *Larici-Cembretum rhododendretosum ferruginei* : le Pin cembro est toujours dominant, mais le peuplement arboré est plus ouvert et le Mélèze est plus fréquent ; la proportion de ce dernier caractérise le degré de dégradation par les coupes, l'érosion, le pâturage. Les espaces en landes sont plus étendus.

— *Larici-Cembretum calamagrostietosum villosae* : c'est un groupement d'adret, à Mélèze prédominant avec îlots de Pin cembro et d'Épicéa. Peu de landes, mais des étendues de groupements herbacés à *Calamagrostis* et à *Luzules*.

— *Larici-Cembretum luzuletosum albiae* : il a été observé sur des adrets à forte pente dans le Subalpin inférieur (1.800-2.000 m.), dans les Alpes intermédiaires les plus orientales.

2) Associations spécialisées à déterminisme édaphique

— *Larici-Cembretum alnetosum viridis* : cette forme apparaît, comme l'*Alnus viridis* lui-même, dans des stations à long enneigement, sur sol brun podzolique. Le Cembro prédomine. Les espèces de Mégaphorbiaies sont abondantes.

— *Larici-Cembretum cladonietosum* : il se forme sur éboulis consolidés à gros blocs, après une phase initiale à Mélèze dominant souvent avec Bouleau et Pin mugo. Le développement est très lent du fait de la mauvaise qualité du sol.

— *Larici-Cembretum sphagnetosum* : c'est une association de bord de tourbières, généralement à Cembro seul sans Mélèze, mais où pénètrent, outre les constituants habituels de la lande, le Pin mugo, des *Eriophorum*, *Andromeda*.

3) Groupements sur roche carbonatée

Ils sont relativement rares dans l'axe interne et dans la zone intermédiaire, et ont été observés surtout dans les Préalpes du Nord où ils présentent des termes de passage vers la série du Pin mugo.

Une partie d'entre eux montrent encore une participation importante du Pin cembro à côté du Mélèze. Un *Larici-Cembretum rhododendretosum hirsuti* a été décrit dans les Alpes intermédiaires et les Préalpes nord-orientales, sur les hauts plateaux de calcaires durs comme le Dachstein. Les sols sont des sols bruns ou des rendzines à tangel. Des faciès à Aune vert et à Mégaphorbiaies,

d'autres à Pin mugo, sont fréquents. Une variante à Pin cembro seul a été observée dans le Steinernes Meer.

Mais le plus souvent, et c'est presque toujours le cas dans les Préalpes, le Pin cembro fait défaut et ces groupements ont été réunis par H. Mayer sous le nom de *Laricetum* :

— *Laricetum luzuletosum silvaticae* : c'est souvent une très belle forêt, en ubac, dans laquelle les arbres peuvent atteindre 25 à 30 m. et 300 à 500 ans. Le sol est une rendzine à moder. Sous-bois riche, avec éléments de la pelouse à *Festuca rubra* et *Carex ferruginea*. Le groupement est notamment typique dans les Alpes calcaires de Salzbourg.

— *Laricetum asplenietosum* : c'est un groupement d'éboulis ombragés, association spécialisée qui évolue vers l'*Asplenio-Piceetum*.

— *Laricetum rhododendretosum hirsuti*, sur plateaux karstiques et sol de protorendzine ; composition souvent appauvrie.

— *Laricetum rhodothamnetosum* : ce groupement est plus montagnard que subalpin et se rattache aux "Mélézeins de descente" ; il peut contenir *Erica herbacea*, *Buphtalmum salicifolium*, *Polygala chamaebuxus* ; il est limité aux Préalpes orientales du Nord et du Sud.

A ces groupements montagnards appartiennent également un certain nombre de Mélézeins très anthropisés que nous ne détaillerons pas.

4) Groupements xérophiles d'adret

En versant Sud, le Pin cembro et le Mélèze peuvent être associés à des landes très différentes des précédentes et où dominent le Genévrier nain (*Juniperus alpina*) et le Raisin d'Ours (*Arctostaphylos uva-ursi*). Ce type xérophile de la série est relativement rare dans les Alpes centrales et orientales. J.L. Richard a signalé, dans les parties les plus sèches du Valais, une Cembraie à *Juniperus*, et Kuoch et Amiet (1970), distinguent du *Laricetum-Cembretum* normal un *Junipero-Laricetum* localisé dans les Alpes



Fig.VIII-21. La série du Cembro et du Mélèze dans les Alpes centrales. En haut, aspect typique dans la réserve d'Aletsch (Valais), avec sous-bois dense de Rhodoraie (cl. Ozenda). En bas, dégradation extrême jusqu'à des bosquets clairs de Mélèze (vers 1 800 m, en Haute-Valtelline; cl. Schiechl et al.).

sud-orientales. La description des groupements du Parc National du Stelvio donnée par Pedrotti et al., 1974, indique une symétrie parfaite entre le type normal d'ubac, caractérisé par une lande de type *Rhodoreto-Vaccinietum*, et le type xérophile d'adret dont la lande est un *Junipero-Arctostaphyletum*, avec dans les deux cas trois groupements : une forme principale à Mélèze, une forme à Pin cembro dans les stations les plus continentales, une forme extrasylvatique à la limite supérieure de la forêt.

L'existence, dans les Alpes orientales et centrales déjà, de ces groupements xérophiles d'adret que nous allons retrouver beaucoup plus importants dans les Alpes sud-occidentales, est capitale pour l'essai de synthèse qui termine l'étude de cette série.

b) Dans les Alpes sud-occidentales

La situation se présente ici différemment du reste de la chaîne. Par suite probablement d'un total de précipitations et d'un régime de pluviosité différents, peut-être aussi d'une dégradation plus forte des sols, la Rhodoraie ne couvre que des surfaces modestes. Le Pin cembro, à peu près totalement absent des massifs calcaires, est relativement rare même sur substrat siliceux, et ne peut être tenu pour le véritable climax, sauf dans certaines situations écologiques (Bono et Barbero, 1971) ; en revanche, le Mélèze, favorisé par le climat lumineux et peut-être plus encore par l'étendue des sols constamment remaniés par l'érosion que ses graines trouvent à leur disposition, domine et forme des forêts pures et permanentes. Certes, les rapports certains que ce Subalpin interne du Sud peut présenter avec le type suisse conduisent à reconnaître localement un *Cembretum* ou un *Larici-Cembretum*, mais ceux-ci se localisent alors étroitement sur des ubacs siliceux, tandis qu'une Pinède de Pin à crochets (différente de la série préalpine de cet arbre) colonise les adrets, et que des types méridionaux de Mélézeins apparaissent. Tous les intermédiaires relient ces formations ; à l'état pur, chacune est peut-être l'aboutissement d'un phylum particulier, mais tout bien pesé, on peut plutôt parler de sous-séries que de séries autonomes. En tout état de

cause, il ne peut être question d'un climax unique de la Cembraie (fig. VIII-22).

Ainsi, en Briançonnais, Cadel et Gilot (1963) admettent une série principale, qu'ils nomment Série du Pin à crochets (fig. VIII-23), avec deux sous-séries dites du Cembro et du Mélèze. La série principale est surtout, mais non exclusivement, développée en adret, avec un dynamisme passant essentiellement par des pelouses xériques et des landes à Genévrier nain. Le Mélézein a une origine variable, résultant tantôt de la colonisation de Rhodoraies, tantôt de l'installation directe sur des sols nus ou même des lithosols : ici l'évolution est tronquée et on ne peut parler d'une véritable succession dynamique. Le Cembro est plus rare, presque exclusivement en ubac, généralement en mélange avec les deux autres arbres.

Toujours dans la zone intra-alpine proprement dite, en Haute-Tinée, une étude très minutieuse a été donnée par Lacoste (1972). Les Mélézeins sont développés entre 1.700 et 2.300 m. environ, c'est-à-dire dans tout le Subalpin ; la dynamique des groupements qui conduisent des éboulis à la forêt en passant par les divers types de pelouse (à *Brachypodium*, à *Festuca paniculata*, à *Alchemilla*, à *Leontodon*, à *Festuca varia*) et de landes est la même dans tout l'étage et forme un écheciveau assez compliqué. Mais le stade climacique est différent suivant l'altitude : dans le Subalpin inférieur (1.700-2.000 m.), le Mélézein est un groupement de substitution temporaire destiné à être, à terme, remplacé par la Pessière subalpine, du moins en orientation générale d'ubac, tandis que dans le Subalpin supérieur (2.000-2.300 m.) une Rhodoraie à *Festuca flavescens* se peuple finalement en Mélèze et accessoirement en Cembro. Au Col de Salêses, entre Tinée et Vésubie, se trouve la dernière Cembraie importante, en fait forêt mixte Cembro-Mélèze : c'est là que nous plaçons la terminaison Sud-Est de la zone intra-alpine proprement dite.

Dans la zone intermédiaire, les variations régionales sont importantes. Dans les massifs siliceux de Belledonne et du Taillefer, le



Fig.VIII-22. La série du Pin cembro et du Mélèze dans les Alpes sud-occidentales. A, type à *Pinus cembra* et *P. uncinata*, sans Mélèze; beau développement d'une rhodoraie typique, sur sol podzolique, passant à une lande pâturée à *Genévrier* nain au premier plan. Massif de Belle-donne, 2 000 m. B, type à *Larix* (au centre) et *Pinus uncinata* (au premier plan, et au troisième plan à droite) près de Seyne, Alpes de Haute-Provence, vers 2 000 m (cl. P. Ozenda).

Mélèze est absent. Le Pin à crochets domine, surtout en adret, associé suivant les expositions à une Rhodoraie typique, à la Junipéraie et aux pelouses du *Festucion varia* ; sur sols plus évolués, une Cembraie bien caractérisée, voisine de la forme suisse, a été décrite par Gilot (1972) (fig. VIII-22A). Le Subalpin des Grandes Rousses est presque complètement déboisé et occupé surtout par les pelouses à *Festuca varia* et *F. paniculata* ; il semble appartenir, d'après nos propres observations, entièrement à la sous-série à Pin à crochets (fig. VIII-22B).

Plus au Sud, dans le Pelvoux occidental et notamment dans la vallée du Vénéon, le Pin à crochets est seul, mais constitue quelques beaux peuplements comme le bois du Carrelet. Negre (1951) en a étudié le

dynamisme : "Le *Junipereto-Festucetum* ne succède pas par dégradation au bois de Pin de montagne, mais prépare au contraire son installation. L'évolution se poursuit par la libre germination des Pins et des Sorbiers. Les arbres (Bouleaux, Pins) s'installent très rapidement dès que le sol, même très rudimentaire, est formé".

Les Alpes maritimes correspondent à la fin de la série (fig. VIII-23). Nous avons observé les derniers Pins cembro dans le haut vallon de la Minière de Tende, mais des Mélézeins intriqués avec des Rhodoraies jusque dans l'Ouest des Alpes ligures. Sandoz et Barbero, qui en ont repris l'étude (1974), constatent, comme Cadel et Gilot et comme Lacoste, que ces Mélézeins peuvent se constituer dans des conditions très diverses,



Fig. VIII-23. La terminaison sud-occidentale de la série du Pin Cembro et du Mélèze dans les Alpes maritimes, sur rhodoraie près du Col de Salèses (Haute-Vésubie), 1 800 m (cl. P. Ozenda).

par boisement de landes, ou par installation dans des pelouses à *Sesleria*, à *Festuca paniculata* ou à *Nardus*, que la présence du Mélèze modifie souvent très peu ("prés-bois non transformés") ou qui parviennent à former des associations silvatiques ("prés-bois transformés") : type à *Geranium silvaticum* et *Chaerophyllum hirsutum*, dans les dépressions ; type à *Hieracium prenanthoides* et *Solidago virga-aurea* sur les replats ou les bombements ; type à *Festuca flavescens* sur les pentes fortes bien drainées.

Barbero et coll. (1973) avaient déjà distingué dans les Alpes maritimes une sous-série mésophile à Mélèze et Pin cembro (celui-ci très rare) sur *Rhodoreto-Vaccinium*, et une sous-série xérophile, moins densément arborée, à Pin à crochets surtout, sur lande à Genévrier nain et Raisin d'Ours, le facteur déterminant étant l'exposition, les deux sous-séries pouvant être par contre calcicoles ou silicicoles.

Notons que la série du Mélèze et du

Cembro occupe dans la Haute Vésubie et la Haute Roya toute la hauteur de l'étage subalpin, tandis que la partie inférieure de l'étage est occupée par la Série subalpine de l'Épicéa dans la Haute Tinée, plus sèche, et par la Série subalpine du Sapin dans les hautes vallées du versant piémontais du Mercantour, plus humides.

Mentionnons enfin trois associations spécialisées très particulières :

- une Cembraie sur gypse, dans le massif de la Vanoise (Gensac, 1967) ;
- une Cembraie xérophile d'adret sur quartzite, dans le Briançonnais (Cadel, non publié) ;
- un Mélézein à hautes herbes, en ubac, sur gneiss, dans la vallée de la Romanche (Pautou, non publié) ; réciproquement, d'après Quezel (1950), certaines Mégaphorbiaies des Alpes maritimes pourraient évoluer vers un Mélézein. Il pourrait s'agir de groupements vicariants de la Pessière subalpine à Adénostyle.

c) Essai de synthèse

En définitive, la série du Pin cembro et du Mélèze apparaît comme beaucoup moins homogène qu'on n'aurait pu le penser en examinant simplement l'aire des deux espèces et de leurs principales compagnes, notamment des espèces constitutives de landes. La modification progressive de la composition des groupements tout le long des Alpes occidentales oblige à reconsidérer le schéma du *Larici-Cembretum* classique.

Dans une étude générale de la végétation des Alpes sud-occidentales, un modèle provisoire avait été exposé (Ozenda, 1966) sous la forme d'une série unique divisée en quatre sous-séries, respectivement à Pin cembro, à Mélèze, à Pin à crochets et à Genévrier nain (la première étant toutefois rare dans cette partie de la chaîne). Les études ultérieures ont conduit à admettre l'identité des deux dernières sous-séries et à réduire le modèle à trois sous-séries (Ozenda, 1982).

Mais ce qui paraît finalement être la réalité profonde dans l'étage subalpin des Alpes internes, ce n'est pas la dominance d'un arbre ou d'un autre, c'est l'existence de deux situations écologiques, l'une en ubac et l'autre en adret, qui coïncident assez nettement avec deux complexes de landes, celui des Rhodoraies-Vacciniaies et celui de Genévrier-Arctostaphylos respectivement, pouvant suivant la multiplicité des conditions stationnelles se boiser en l'une ou l'autre des quatre espèces arborescentes, Pin cembro, Mélèze, Pin à crochets et Épicéa, comme l'ont montré par exemple Bono et Barbero (1971) dans les Alpes maritimes et Cadel dans le Briançonnais.

Dans les Alpes du Nord au sens large, c'est-à-dire la presque totalité de l'axe interne des Alpes orientales, centrales et nord-occidentales, la première situation est prédominante. L'humidité générale du climat, le fait aussi que les oppositions de versants y sont moins sensibles que dans les Alpes du Sud parce que précisément le facteur humidité y est rarement limitant, font que la Cembraie, ou la Cembraie à

Mélèze, représentent le type largement dominant et que le type xérophile tend à se localiser en versant sud. Réciproquement, dans les Alpes sud-occidentales, c'est la forme hygrophile qui tend à se localiser en exposition Nord, d'une manière de plus en plus stricte à mesure que l'on se dirige vers les Alpes maritimes ; la forme xérophile à Genévrier nain, et Pin à crochets, d'abord limitée aux adrets dans les Alpes dauphinoises, devient en revanche de plus en plus dominante ; quant au Mélèze il vagabonde dans toutes les situations et peut même, comme nous l'avons vu, jouer le rôle de forêt de substitution dans des stations qui en réalité appartiennent aux séries subalpines de l'Épicéa ou du Sapin.

Cette manière de voir aboutit donc à ne plus considérer finalement que deux complexes, auxquels on peut continuer à attribuer la dénomination de sous-séries, mais présente surtout l'intérêt de se raccorder à ce que l'on observe dans les Pyrénées (voir plus loin, chap. XII) où, sous-jacents à une espèce forestière unique, le Pin à crochets, se trouvent deux complexes de groupements frutescents correspondant à deux séries caractérisées essentiellement par le Rhododendron et l'Arctostaphylos. On peut objecter que la chaîne pyrénéenne ne comprend pas d'axe interne véritablement continental et que ce rapprochement est de ce fait contestable ; mais les progrès des études récentes sur la végétation du Subalpin ont montré de plus en plus que la différence entre les zones externe et interne ne présentait pas dans cet étage la même netteté que dans le Montagnard et aussi que le Subalpin des Alpes sud-occidentales était réellement un intermédiaire entre celui du reste de la chaîne alpine et celui des Pyrénées.

En fait, nous nous trouvons ici devant un exemple du principe sur lequel nous avons insisté déjà à différentes reprises, à savoir que ce que nous nommons série de végétation est une division pragmatique qui doit être considérée comme une hypothèse de travail, susceptible d'évoluer constamment, et à laquelle on doit se garder d'accorder la rigueur et le fixisme que les phytosociologues attribuent pour leur part aux unités supérieures de leur classification.

IX

Étages alpin et nival

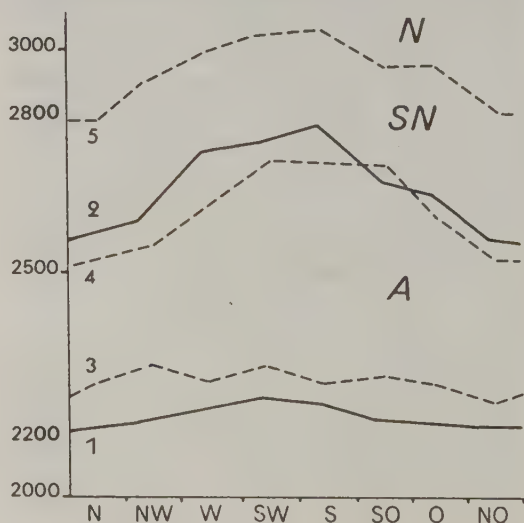
L'originalité de la végétation de haute montagne a suscité une densité de travaux scientifiques comparativement beaucoup plus grande que celle des étages de moyenne montagne. La composition particulière de sa flore a favorisé non seulement les recherches de systématique classique, mais aussi les travaux de biosystématique moderne fondés sur la génétique et la biogéographie. La physiologie des végétaux de haute altitude commence à faire l'objet d'études rigoureuses grâce à des appareils précis enregistrant in situ. La structure en mosaïque du tapis végétal et l'évidence de certains déterminismes en conditions-limites ont été à l'origine de la notion d'association végétale et de l'élaboration d'une synthèse phytosociologique devenue exemplaire, mais affectée d'une certaine rigidité qui intègre mal l'acquis écologique récent.

A — Limites et subdivisions

L'étage alpin est compris entre la limite supérieure de la végétation ligneuse, étudiée dans le chapitre précédent (en VIII-A2), et la limite supérieure des pelouses continues au-delà de laquelle commence l'étage nival : c'est par exemple la tranche altitudinale comprise entre les courbes 1 et 2 de la figure IX-1. Il se situe approximativement entre 2.000-2.700 m. dans les Préalpes nord-

orientales et 2.300-3.000 m. dans les Alpes du Briançonnais ou du Mercantour.

Fig.IX-1. Quelques exemples des limites altitudinales de l'étage alpin, en fonction de l'exposition. Les limites représentées ici se rapportent aux Alpes orientales. 1, limite supérieure des Mélèzes et des Pins cembro dans le massif de l'Adamello; 2, limite des plus hautes parcelles pâturées dans le même massif; 3, limite supérieure des arbres isolés dans le massif de l'Ortler; 4, limite inférieure des névés isolés et 5, limite inférieure des neiges permanentes dans le même massif. A, étage alpin proprement dit; SN, étage alpin supérieur, dit subnival; N, étage nival.



De toutes les chaînes européennes, c'est dans les Alpes que l'étage alpin occupe les plus grandes surfaces (fig. IX-2).

Ses divisions altitudinales, reposant essentiellement sur la répartition des pelouses climaciques, seront étudiées plus loin dans la biocénose du complexe supraforestier.

L'étage nival est défini théoriquement comme l'étage qui se trouve au-dessus de la limite des neiges permanentes, mais cette limite n'est pas toujours facile à apprécier et ne peut être tracée que par interpolation ; on peut objecter en outre que ce n'est pas une limite biologique. L'altitude de 2.700 m.

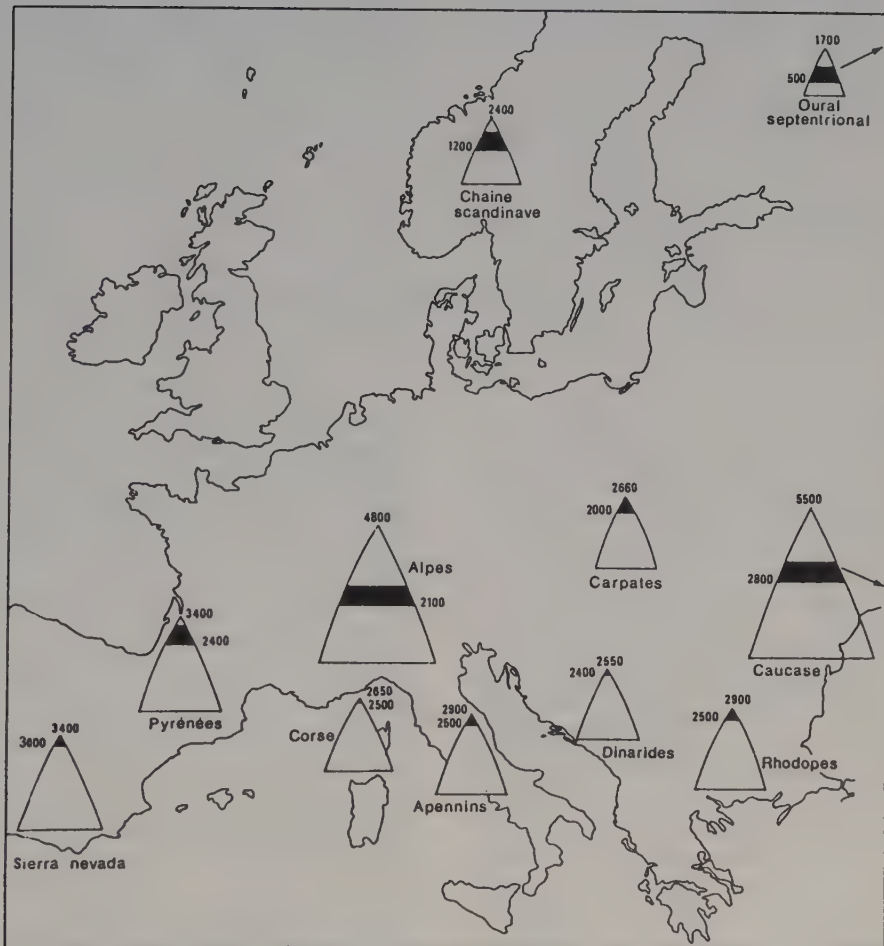


Fig. IX-2. Importance relative de l'étage alpin dans les grandes chaînes européennes. Pour chaque chaîne on a indiqué (en valeurs arrondies) l'altitude du point culminant et la limite supérieure de l'étage alpin.

L'étage alpin vrai, c'est-à-dire en excluant éventuellement le Subalpin asylvatique, n'existe en grande surface, en dehors des Alpes, que dans les Pyrénées et dans trois chaînes où, du fait de la situation marginale, ses caractères sont certainement assez différents : Scandinavie, caucase, Oural. Pour des raisons graphiques, ces deux dernières ont été sur la figure déplacées vers l'Ouest.

dans les Alpes du Nord et 3.000 m. dans les Alpes sud-occidentales peut être considérée comme une définition suffisante dans la pratique. On peut, avec Reissigl et Pitschmann (1956), diviser cet étage nival en plusieurs horizons :

— un Nival inférieur ou Subnival, dans lequel les pelouses de l'étage alpin se dissocient en placages de petite surface, l'essentiel du terrain étant alors occupé par des touffes isolées et notamment par des coussinets formés par des Dicotylédones ;

— un Nival moyen, dans lequel les

fragments de pelouses disparaissent complètement, les végétaux en coussinets se mêlant à des associations de Cryptogames ;

— un Nival supérieur, dans lequel les végétaux vasculaires deviennent très rares, limités à des microstations favorables, et où l'essentiel de la végétation est représentée par les Thallophtes.

Contrairement à la végétation arctique, avec laquelle on peut songer à le comparer, l'étage nival ne comprend pas de groupements hygrophiles, en raison de la vigueur du relief et de l'absence de sols.

B — Composition floristique

1) Pour évaluer numériquement la flore de l'étage alpin, il faut faire la distinction entre la flore strictement alpine (c'est-à-dire les seules espèces limitées aux niveaux supra-forestiers, alpin et nival) et la flore alpine au sens large (comprenant toutes les espèces qui croissent dans ces niveaux, mais dont certaines peuvent aussi se rencontrer dans l'étage subalpin et même plus bas). La première a été recensée par Jerosch (1903) pour la Suisse, et évaluée à 420 espèces ; Gensac (1974) indique, pour le massif de la Vanoise en Savoie, 364 espèces. La seconde, la flore alpine *sensu lato*, est plus difficile à évaluer ; on peut avancer le nombre arrondi de 1.000 espèces, dont 600 existent dans toute la chaîne, 150 dans les Alpes occidentales seulement, 250 dans les Alpes orientales seulement ; parmi ce millier d'espèces, 350 environ sont endémiques de la chaîne.

La composition systématique est très différente de celle de la flore planitiaire. Parmi les grandes familles, Crucifères et Cypéracées sont relativement sur-représentées,

et les quatre cinquièmes des Primulacées européennes sont des plantes de haute montagne ; Labiées et Ombellifères sont par contre sous-représentées. Parmi les genres à fort contingent alpin figurent *Carex*, *Festuca*, *Draba*, *Potentilla*, *Astragalus*, *Gentiana*, *Androsace*, *Veronica*, *Phyteuma*. Dans l'étage alpin du massif de la Vanoise, les genres *Salix*, *Primula* et *Pedicularis* totalisent à eux trois 40 espèces, contre 7 seulement dans les plaines médioeuropéennes. Le tableau ci-après compare les pourcentages, par rapport à la flore vasculaire totale du territoire considéré, du nombre d'espèces appartenant à divers genres et familles dans une flore de plaine (Bassin Parisien, BP), dans une flore d'étage alpin et nival (Massif de la Vanoise, V) et dans une flore nordique (Scandinavie au nord du cercle polaire, Sc, où les conditions thermiques peuvent être considérées comme approximativement analogues à celles des étages alpin et nival). Le tableau a été établi d'après des données extraites de Bonnier-De Layens, de Gensac (1974) et de Hulten (1950) respectivement.

	BP	V	Sc
Cruciferae	4,4	7,3	5,4
Cyperaceae	5,3	6,7	16,3
Carex	3,7	5,4	8
Salix	0,7	2,8	2,3
Draba	0,1	2	1,1
Saxifraga	0,2	5,2	1,5
Umbelliferae	4,4	4	1,6
Labiatae	4	0	2

2) La flore de l'étage nival est très pauvre et assez bien recensée : 150 espèces de Phanérogames environ pour toute la chaîne, dont 100 à 120 dans chacun des grands massifs (fig. IX-3). Des listes d'espèces de l'étage nival ont été données par différents auteurs : pour l'ensemble des Alpes françaises au-dessus de 2.900 m. par Braun-Blanquet (1954) (120 espèces) ; pour le Parc National suisse par le même auteur (1958) (172, 127 et 78 espèces dépassant respectivement 2.800, 2.900 et 3.000 m.), pour le Val d'Aoste par Vaccari (1901) ; pour les Alpes de l'Ötztal et la comparaison avec les Alpes occidentales par Reisigl et Pitschmann, 1958 (102 espèces) ; pour les plantes dépassant 3.250 m. par Schröter, 1923 (71 espèces) ; pour celles qui dépassent 3.500 m. par Fenaroli et Giacomini, 1958 (52 espèces) ; enfin d'après ces derniers auteurs les espèces dépassant 4.000 m. serait au nombre de 12 : *Ranunculus glacialis* et *Achillea atrata* (4.270 m.), *Draba fladnizensis*, *Saxifraga biflora*, *S. bryoides*, *S. muscoides*, *Gentiana brachyphylla*, *Androsace alpina*, *Linaria alpina* (4.200 m.), *Poa alpina*, *Saxifraga moschata*, *Phyteuma pedemontanum*. On peut remarquer que *Ranunculus glacialis*, qui ne montre aucune adaptation évidente au climat de haute montagne, s'élève pourtant plus haut que les plantes en coussinets.

Les distortions de la composition systématique par rapport à la flore planitiaire, étudiées ci-dessus pour l'étage alpin, s'exagèrent dans l'étage nival. Parmi les 102 Angiospermes dépassant 3.000 m. dans les Alpes de l'Ötztal, les familles les mieux représentées sont les Composées (15 espèces), les Caryophyllacées (12, dont 11 Alsiniées), les

Graminées (11) et les Crucifères (9) ; les genres les plus nombreux sont *Saxifraga* (7) et *Gentiana* (5). La liste des 120 espèces nivales des Alpes françaises donne des indications très voisines. L'ensemble des Graminées, Caryophyllacées, Crucifères et Composées représente 50 % (25 % en plaine) et inversement l'ensemble des Ombellifères, Légumineuses, Labiées, Rubiacées et Liliacées 3 % seulement (20 % en plaine). La proportion relative des Dicotylédones et Monocotylédones est cependant inchangée par rapport à la flore de plaine, mais les secondes se limitent exclusivement aux Graminées, Cyperacées et Joncacées.

La flore phanérogamique nivale ne compte qu'un quart d'espèces arctico-alpines et un cinquième d'endémiques.

Probablement en raison d'un réchauffement climatique récent et même actuel, attesté par le recul des glaciers, la flore de l'étage nival semble en voie d'enrichissement par suite d'une remontée altitudinale des limites des espèces. Des observations de Braun-Blanquet au Piz Linard (Grisons) et de Pitschmann et Reisigl au Hinteren Seelenkogel (Tyrol) montrent que la flore phanérogamique connue sur ces deux sommets des Alpes orientales, d'environ 3.400 m., est passée de 8 espèces en 1911 à 15 espèces vers 1950.

3) On qualifie souvent l'étage nival d'étage des **Thallophytes**. En réalité, le nombre d'espèces de Cryptogames décroît avec l'altitude presque aussi rapidement que celui des Phanérogames (fig. IX-2B) ; c'est surtout leur degré de recouvrement qui est relativement moins affecté par l'altitude. Cette flore cryptogamique de haute montagne est toutefois encore incomplètement recensée.

Pour les Lichens, il n'existe pas de statistique générale ; Pitschmann et Reisigl (1954) ont observé dans les Alpes de l'Ötztal 104 espèces dépassant 3.000 m. ; mais comme plus de la moitié sont des macrolichens, qui sont les plus faciles à observer, on peut penser que le recensement des microlichens, toujours beaucoup plus nombreux mais moins visibles, est encore incomplet et que la flore

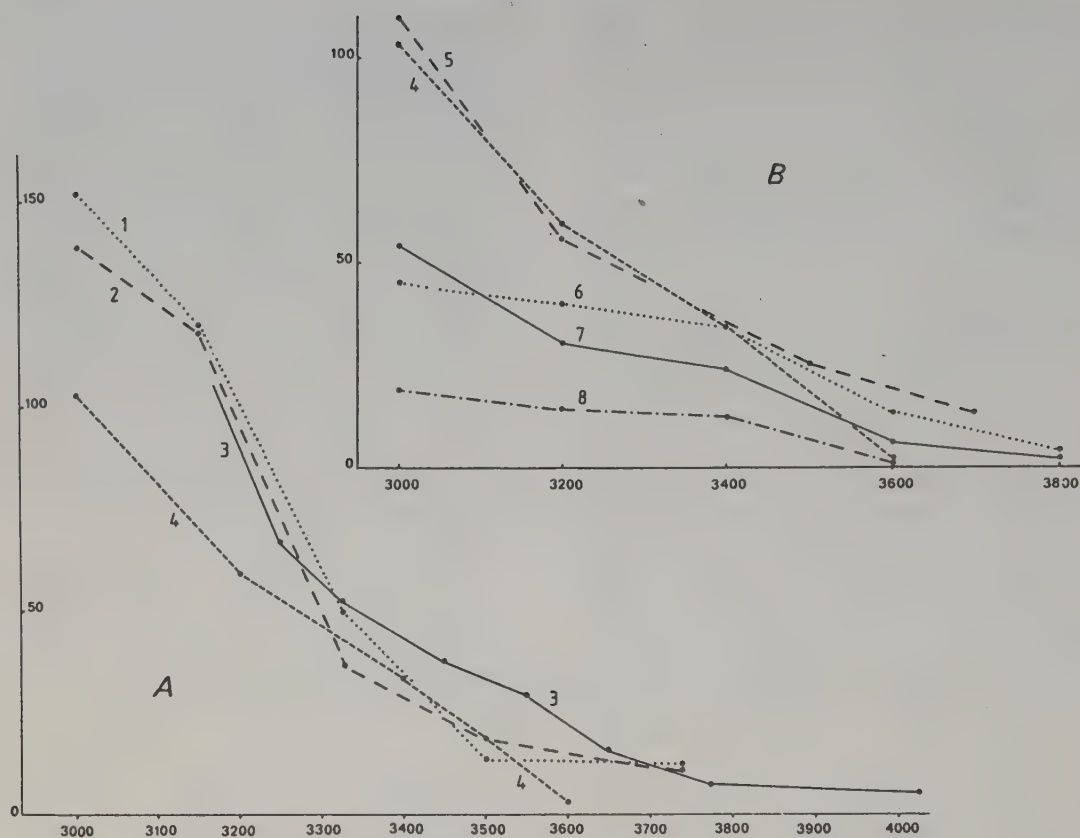


Fig. IX-3. Richesse floristique de l'étage nival en fonction de l'altitude (d'après des chiffres cités par Schröter, 1903, Braun-Blanquet, 1954 et Pitschmann et Reisigl, 1949). A, Flore phanérogamique: 1, ensemble de la Suisse; 2, Valais; 3, Val d'Aoste; 4, Ötztal. B, Comparaison entre les divers groupes végétaux dans la flore nivale de l'Ötztal: 4, Phanérogames (même courbe qu'en A4); 5, Lichens; 6, Algues; 7, Mousses; 8, Hépatiques.

lichénique nivale de la chaîne peut dépasser 200 espèces. Les Lichens ont différencié une remarquable flore culminale, par exemple dans les genres *Umbilicaria*, *Parmelia*, *Cetraria*; l'espèce qui s'élève le plus haut est *Umbilicaria proboscidea*. La surface des rochers est souvent complètement couverte par des plaques lichéniques, dans lesquelles on a identifié des associations au sens phytosociologique, et dont la couleur dominante permet souvent de reconnaître de loin la nature de la roche. Ces formations sont beaucoup plus riches sur silice que sur calcaire; les rochers servant de perchoir aux oiseaux portent une flore nitrophile très caractéristique.

Les Mousses et les Hépatiques sont moins nombreuses. Le genre *Grimmia* est

celui qui s'élève le plus haut: *Gr. incurva* et *Gr. pulvinata* atteignent 4.560 m. au Mont-Rose, *Gr. sessitana* 4.200 m. dans les Alpes bernoises.

Les Algues connues dans l'étage nival sont actuellement au nombre d'une centaine; la plupart sont des Algues unicellulaires vivant soit à la surface du sol, soit à l'intérieur de celui-ci. Elles appartiennent à tous les grands groupes, Diatomées, Hétérokontées, Phytoflagellées, Cyanophytes, et dépassent fréquemment 4.500 m. (Jaag, 1945).

On doit mentionner spécialement le "Cryoplancton" formé d'Algues vivant dans la neige (organismes dits chionophiles) et qui, lorsqu'elles sont abondantes, peuvent communiquer à celle-ci une coloration particulière, verte, jaune, rouge. La plus

connue est *Haematococcus nivalis*, une Chlorophycée riche en pigments caroténoïdes, connue dans les neiges de toutes les montagnes du globe ainsi que dans l'Arctique et l'Antarctique ; elle présente un cycle de développement comportant des kystes qui

peuvent résister à -36° , mais elle meurt au-dessus de $+4^{\circ}$. Ces Algues chionophiles servent d'aliments à de petits animaux : Insectes, Tardigrades, Infusoires, Nématodes, et l'on a pu parler d'une véritable "biocénose des neiges" à l'échelle submicroscopique.

C — Écologie des végétaux de haute altitude

1 — RAPPEL DES CONDITIONS DE MILIEU

Les conditions écologiques particulièrement sévères des étages alpin et nival sont dues essentiellement aux facteurs suivants :

— Les basses températures et les grands extrêmes diurnes (fig. IX-4). Au niveau de la limite supérieure des arbres, la moyenne annuelle de température est généralement comprise, dans les Alpes, entre 0° et 1°C . La moyenne du mois le plus chaud se situe toujours, dans l'étage alpin, en-dessous de 10° , principalement en raison de la faiblesse des températures nocturnes.

— Le fort enneigement, déterminé à la fois par l'augmentation des précipitations avec l'altitude et par celle du coefficient de nivrosité. Cet enneigement raccourcit la période végétative et entraîne des modifications phénologiques (voir fig. I-12).

— L'insuffisance des sols, dont le développement est freiné par les basses températures et qui sont soumis à une constante érosion, de sorte que les caractères physico-chimiques de la roche-mère prennent ici beaucoup plus d'importance qu'aux moyennes et basses altitudes.

— La forte insolation, provoquant un échauffement diurne du sol, suivi d'un refroidissement important par nuits claires.

— Le vent, concourant avec l'insolation pour provoquer la sécheresse de l'air et le dessèchement du sol.

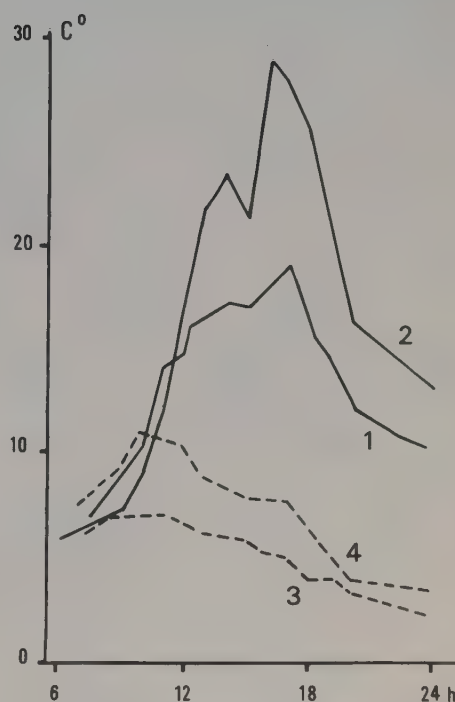


Fig. IX-4. Conditions thermiques extrêmes dans le milieu rupicole alpin (d'après Vetter, in Ellenberg, modifié). Les courbes se rapportent à une station de fentes de rochers calcaires hébergeant *Saxifraga paniculata* et située à 2 600 m, en exposition sud-ouest, au mois de juillet. 1 et 3, température de l'air, en jours clairs et en jours nuageux respectivement. 2 et 4, températures de l'humus des fentes de rochers dans les mêmes conditions. L'excédent de température de l'humus par rapport à l'air peut, en milieu de journée et en jour clair, dépasser 10° .

Ces divers facteurs présentent naturellement des interactions et chacun d'eux a plusieurs conséquences écologiques. Ainsi

l'importance de la couverture nivale assure une protection thermique pendant l'hiver, atténuant en grande partie les effets des différences saisonnières, représente une réserve d'eau, notamment au moment du démarrage printanier de la végétation, protège contre les effets érosifs du vent et surtout contre la dessiccation qui est très forte en haute montagne en raison à la fois de l'insolation, du vent, et du déficit en eau quand le sol est gelé.

Les microclimats, déterminés par les moindres accidents de relief, prennent ici une importance particulière, d'autant plus

grande que l'altitude est plus élevée, de sorte que dans l'étage nival les plantes ne peuvent plus subsister qu'à la faveur de stations particulièrement protégées.

2 — EFFETS MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES

Le climat alpin élimine les végétaux arborescents ou arbustifs, en ne laissant subsister que des espèces herbacées ou sous-frutescentes. Ces dernières sont généralement, comme les herbes, plaquées au sol et présentent des adaptations morphologiques en

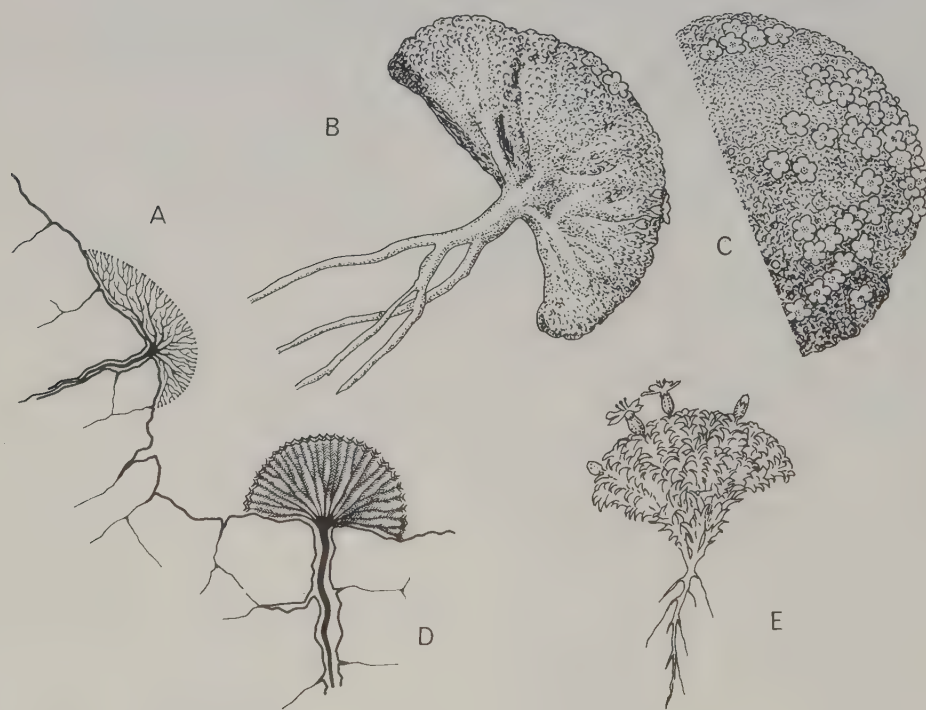


Fig. IX-5. Les plantes en coussinet. A, B et C, *Androsace* sp.; D et E, *Silene exscapa* (A et D, d'après Giacomini et Fenaroli; B, C et E, d'après Favarger). Parmi les adaptations des plantes rupicoles de l'étage alpin, l'une des plus curieuses est celle des plantes en forme de coussinet que l'on trouve plaquées sur les rochers ou dans les éboulis fixés. La plante, longuement enracinée dans une fissure, développe au ras du sol des tiges très abondamment ramifiées et courtes dont l'ensemble constitue une pelote hémisphérique. Les bourgeons terminaux des rameaux sont ainsi tous placés au même niveau et se protègent réciproquement contre l'action des agents extérieurs. Dans les parties âgées de la touffe, les feuilles sont détruites et se minéralisent lentement, formant une sorte de sol interne au coussinet et les éléments minéraux sont ainsi recyclés. Au moment de la floraison, il arrive souvent que tous les rameaux se terminent simultanément par un fleur unique et que la touffe soit alors émaillée d'un très grand nombre de petites corolles : ainsi le *Silène* acaule, qui a à l'état stérile l'aspect d'une grosse boule de mousse, se recouvre l'été d'une multitude de fleurs roses qui le font nommer par les alpinistes "mousse fleurie".

relation avec cette diminution de taille : arbustes nains, dits "en espalier" ; plantes en coussinets (fig. IX-5). La masse des parties souterraines est souvent deux ou trois fois plus importante que celle des parties aériennes. Certaines de ces adaptations rappellent celles qui se présentent sous d'autres climats comme les déserts ou les régions subpolaires, où l'on retrouve notamment l'excédent de la phytomasse souterraine et les plantes en coussinet. Ainsi, parmi ces dernières, la convergence est remarquable entre la Caryophyllacée alpine *Silene acaulis*, la Chénopodiaceée saharienne *Fredolia aretioides* (l'effet de la sécheresse remplaçant ici celui du froid) et les Ombellifères antarctiques *Azorella*.

Des expériences de cultures comparatives, à partir d'un lot homogène de graines, en plaine et en haute montagne ont montré que l'accommodation (phénotypique et temporaire) au milieu alpin reproduit dans une certaine mesure les adaptations génétiquement fixées de la flore de cet étage. Les expériences de Kerner et celles de Bonnier sont restées classiques (fig. IX-6).

Le climat alpin détermine aussi des modifications histologiques. La pilosité et la coloration des fleurs sont plus grandes qu'en plaine. Ces modifications ont été rapportées en partie à une action des rayons ultra-violets, mais les données à ce sujet sont contradictoires. D'après Gauslaa,



Fig. IX-6. Morphologie comparée des mêmes espèces cultivées en plaine (Fontainebleau, aux environs de Paris) et en haute montagne (Pic du Midi de Bigorre, 2 700 m, dans les Pyrénées centrales). Il s'agit des expériences classiques de Bonnier. A et B, *Taraxacum officinale*; C et D, *Helianthemum vulgare*. Les quatre figures sont à la même échelle, demi-grandeur naturelle environ.

certaines seraient en relation avec une résistance à l'échauffement excessif des tissus dû à la forte insolation. Lascombes a montré que le nanisme des plantes alpines était dû surtout à une réduction de la taille des cellules plutôt qu'à une simplification de la structure des organes.

3 — EFFETS SUR LE MÉTABOLISME

Contrairement à ce que l'on pourrait attendre, la physiologie des plantes de haute altitude ne paraît pas particulièrement adaptée aux basses températures. Moser a étudié les échanges gazeux de plusieurs espèces, dans les conditions naturelles de l'étage alpin et dans des conditions artificiellement contrôlées. Il apparaît que l'optimum des échanges photosynthétiques se situe à des températures et des éclairagements supérieurs à ceux qui

sont réalisés pendant la plus grande partie du temps dans les stations naturelles (fig. IX-7), mais que néanmoins cette assimilation peut être encore notable à des températures à peine supérieures à 0° et sous une lumière atténuée par une mince couche de neige.

Du fait que les échanges respiratoires sont eux-mêmes réduits, notamment par les basses températures nocturnes, la photosynthèse nette reste assez satisfaisante et la lenteur de croissance est en partie compensée par la longévité des plantes alpines (fig. IX-8).

Cependant, la productivité reste faible. Franz (1979) cite, pour des landes à *Vaccinium* d'Autriche, de Norvège et des Appalaches, des valeurs de 2,2 à 4 grammes

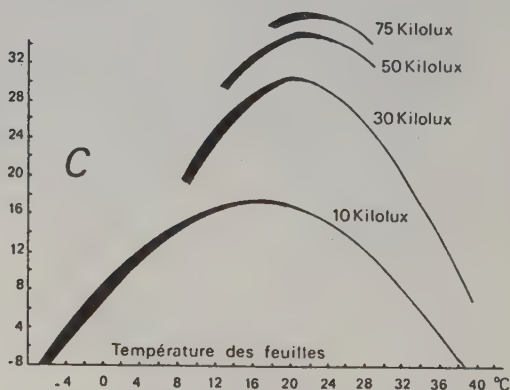
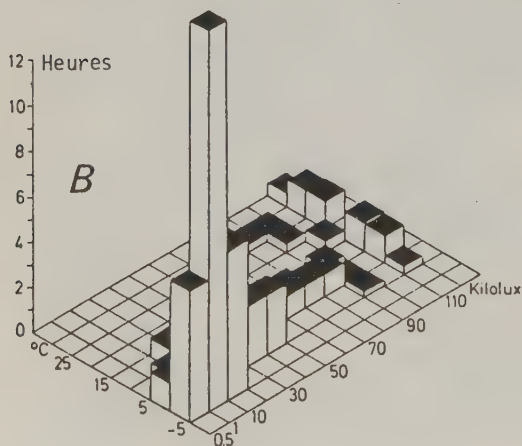
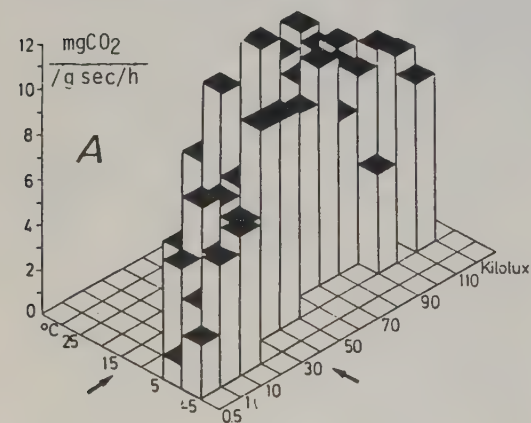


Fig. IX-7. Intensité de la photosynthèse en fonction de la température et de l'éclairement dans l'étage nival (d'après Moser, 1970 et 1973). A, intensité comparée de l'assimilation chez *Saxifraga bryoides* sous différentes conditions d'éclairement et de température; les flèches indiquent l'optimum de chaque paramètre. B, répartition statistique des différentes conditions climatiques au cours du temps, pendant une semaine d'août: prédominance des températures légèrement inférieures à zéro et des faibles éclairagements, de sorte que la plante se trouve exposée pendant la plus grande partie du temps à des conditions qui sont très en dessous de son optimum physiologique; en d'autres termes, elle n'est pas adaptée, du moins pour la photosynthèse, aux conditions du milieu naturel. C, variations de la photosynthèse de *Ranunculus glacialis* en fonction de la température sous différents éclairagements; ici encore les valeurs optimales se situent au-dessus des conditions naturelles, alors qu'on pourrait penser que cette espèce, qui s'élève le plus haut en altitude, est physiologiquement bien adaptée au milieu alpin.

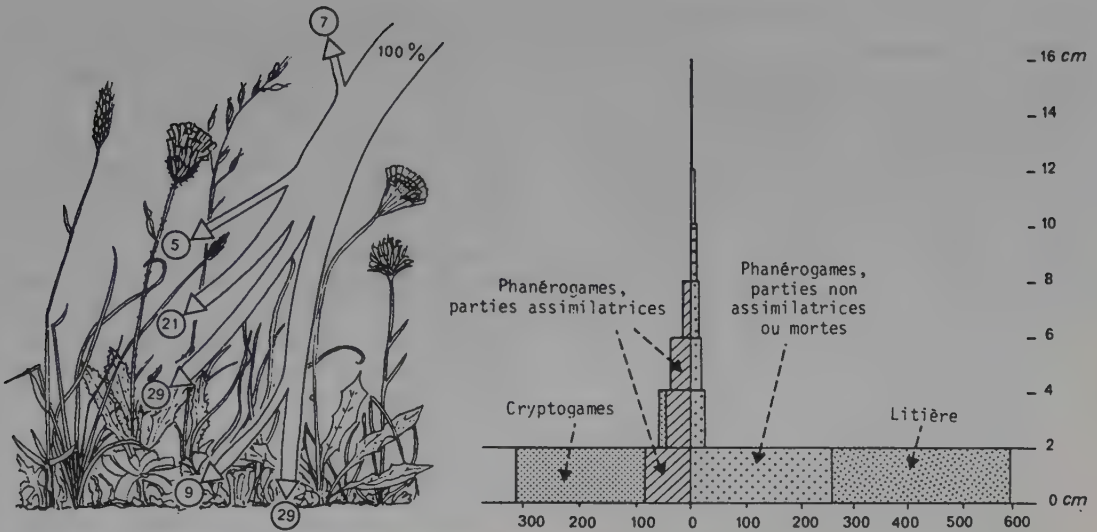


Fig. IX-8. Distribution de l'énergie lumineuse (à gauche, en pourcentage de l'énergie incidente) et de la biomasse assimilatrice ou non assimilatrice (à droite), suivant la stratification dans une prairie à *Carex curvula*. 33 % de l'énergie (7+5+21) se perdent par réflexion ou par capture dans les couches peu assimilatrices; 29 % servent à échauffer le sol ou la litière; 38 % seulement (29+9) sont captés dans les couches assimilatrices (adapté d'après Cernuska et d'après Pumpel).

par mètre carré et par jour, et pour une landine à *Loiseleuria* du Tyrol, 3 grammes ; ce qui, en estimant la période de pleine végétation à trois mois environ, représenterait une productivité de l'ordre de 2 à 4 tonnes par hectare et par an. Dans des situations favorables, mais probablement assez ponctuelles, d'autres auteurs indiquent des valeurs trois ou quatre fois plus élevées. Par contre dans les groupements herbacés, la faible densité de la partie assimilatrice de la biomasse entraîne un mauvais captage de l'énergie lumineuse (fig. IX-9) et la productivité est de l'ordre de 1 tonne de matière sèche par hectare et par an, soit moins du dixième de celle d'une prairie de plaine (d'après Walter, 1960 : *Caricetum ferrugineae*, 2,8 T/ha/an ; *Seslerieto-Semperviretum*, 1,8 T/ha/an ; *Nardetum*, 0,5 T/ha/an ; *Firmetum*, 0,9 T/ha/an ; *Oxyrietum*, 0,15 T/ha/an).

Les processus de mise en réserve ont été peu étudiés. Lascombes a montré expérimentalement, sur des betteraves cultivées en haute altitude dans les Pyrénées, que c'est le froid nocturne qui, en entraînant un ralentissement de la migration des glucides et leur accumulation dans les feuilles,

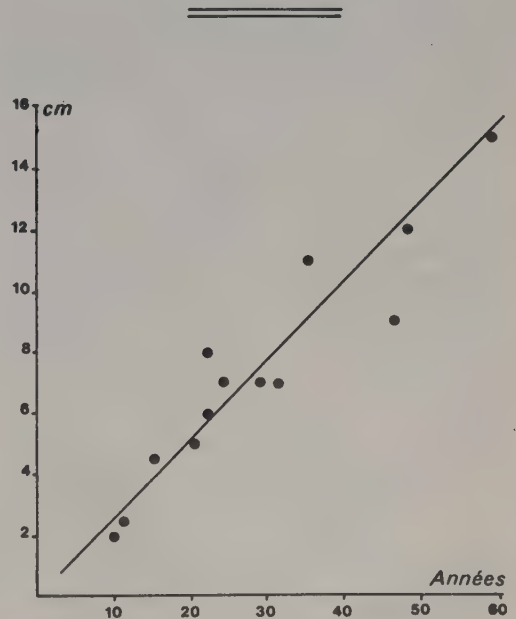


Fig. IX-9. Longévité et lenteur de croissance des espèces alpines: ici, *Dryas octopetala*. Des touffes de soixante ans atteignent à peine 15 cm de diamètre; comme cette espèce constitue fréquemment des tapis plus étendus, ceux-ci doivent être très âgés (d'après Galland, 1982).

détermine les modifications histologiques comme l'épaississement des membranes cellulaires, en même temps qu'une résistance des tissus au gel. A l'approche de la saison froide, la transformation d'une partie de ces sucres en lipides qui s'accumulent dans les organes souterrains a été observée (*Linnaea borealis*). Les variations annuelles des réserves ont été étudiées par Moser et al. (1978) chez *Primula glutinosa* et *Saxifraga bryoides*.

4 — EFFETS SUR LE CYCLE VÉGÉTATIF ET LA REPRODUCTION

La répartition des plantes des étages alpin et nival suivant les types biologiques de Raunkiaer est très différente de ce que l'on observe à faible altitude (tableau ci-après). Les Phanérophytes manquent totalement ; les seules espèces ligneuses sont des chaméphytes naines ou prostrées. Les annuelles font presque complètement défaut, hormis deux ou trois espèces comme *Euphrasia minima* (qui peut atteindre 3.500 m.), *Gentiana tenella*, *G. nivalis*, *Sedum atratum*, *Sagina saginoides*. Les Géophytes sont elles-mêmes relativement rares et la majorité de la flore est constituée par des Hémicryptophytes.

	Plateau suisse	Étage nival
Phanérophytes	10 %	0 %
Chaméphytes	5 %	24,5 %
Hémicryptophytes	50 %	68 %
Géophytes	15 %	4 %
Thérophytes	20 %	3,5 %

Braun-Blanquet a observé pendant l'hiver 1903-1904, dans les Grisons, 40 espèces qui, entre 2.100 et 2.400 m., avaient des feuilles vertes persistantes dans des stations dépourvues de neige. Mais presque toutes les plantes de haute altitude sont protégées du froid par la couverture nivale isolante qui maintient, au niveau de l'interface neige-sol, une température voisine de zéro : de ce fait, certaines conservent des parties vertes sous la neige (fig. IX-10), d'autres fleurissent déjà dans la neige fondante, et d'une manière générale, la floraison de la flore alpine est une véritable explosion printanière.

La pollinisation se partage, comme en plaine, en anémophilie et entomophilie, mais dans cette dernière la participation des Hyménoptères est très faible. La réflexion des ultra-violets par certaines taches colorées des fleurs jouerait un rôle important (Kugler).

Malgré leur floraison souvent très abondante, les plantes alpines donnent des graines qui ne mûrissent pas tous les ans et dont la viabilité est très inégale. La maturation se produit souvent pendant l'hiver sur des hampes florales persistantes ("Wintersteher"). Les graines peuvent rester dormantes longtemps, parfois plus de 10 ans ; la germination peut nécessiter l'action du froid humide, comme chez *Gentiana lutea*, ce qui serait un facteur empêchant la propagation des plantes alpines en plaine. Inversement, Dorne a constaté que les graines de *Silene inflata* et *Alyssoides utriculatum* présentent un optimum de germination vers 20°C quelle que soit l'altitude (300 à 2.300 m.) à laquelle elles

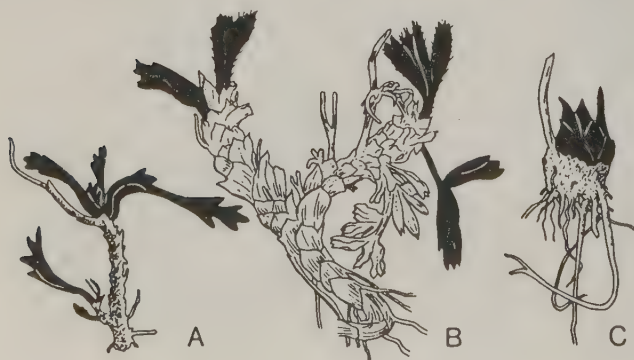


Fig. IX-10. Persistance des parties vertes de certaines espèces sous la neige, expliquant le développement rapidement au printemps à partir de la fonte: A, *Chrysanthemum alpinum*, B, *Sibbaldia procumbens*, C, *Primula farinosa*. Les parties chlorophylliennes sont représentées en noir (d'après Giacomini et Fenaroli).

ont été récoltées. Fossati (1980) a étudié l'adaptation de la germination à la durée de la période végétative.

La plupart des phanérogames et toutes les cryptogames du Nival sont anémochores : les diaspores (graines, akènes, sorédies) sont roulées par le vent sur la neige. Quelques espèces, qui ne mûrissent pas leurs graines en très haute altitude, s'y propagent à partir de semences apportées de plus bas par le vent (*Arnica*, *Saussurea*) ou par les animaux (*Astragalus frigidus*, *Oxytropis halleri*, *Juniperus alpina*).

Les processus de multiplication végétative paraissent très répandus et efficaces. Beaucoup d'espèces constituent des colonies et même des peuplements fermés de grande surface. Plusieurs sont vivipares (*Polygonum viviparum*, *Poa alpina*, var. *vivipara*). L'apomixie semble répandue (*Alchemilla*, *Hieracium*).

5 — ÉCOTYPES

La question est encore très mal connue. Il est probable, sinon certain, que les espèces qui ont une large distribution altitudinale depuis l'étage collinéen jusque dans le Subalpin, comme *Sesleria varia*, sont représentées suivant les étages par des écotypes très différents : on sait par exemple qu'*Anthoxanthum odoratum*, diploïde en plaine, est remplacé en montagne par une espèce très voisine et longtemps méconnue, le tétraploïde *Anthoxanthum alpinum*.

Les recherches les plus précises semblent être celles qui ont concerné des *Achillea* dans la Sierra Nevada de Californie (cf. in Walter, 1968). Les travaux de Billings et ceux de Packer (1974) permettent d'intéressantes comparaisons avec les adaptations des végétaux de l'étage alpin des montagnes nord-américaines.

D — Biocénétique du complexe supraforestier

1 — LA NOTION DE COMPLEXE SUPRAFORESTIER

Comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, les groupements alpins sont très difficiles à délimiter par rapport à ceux de l'étage subalpin avec lesquels ils sont en continuité (fig. IX-11). Il existe, certes, des différences altitudinales perceptibles mais beaucoup de groupements s'étendent à travers les deux étages, si bien que l'ensemble de la végétation herbacée de haute altitude apparaît comme une sorte de continuum que l'on peut appeler le complexe supraforestier. La partie inférieure de cet ensemble s'intrique avec les forêts subalpines, auxquelles elle est liée par des relations dynamiques ; et même lorsque l'étage subalpin est entièrement déboisé, cette basse du complexe herbacé est cependant potentiellement forestière et appartient par

définition, selon les conventions adoptées ici, à l'étage subalpin : dans une certaine mesure, ce sont les mêmes successions dynamiques qui peuvent "mûrir" dans l'étage subalpin et demeurer au contraire bloquées à l'état de groupements permanents dans l'étage alpin.

Beaucoup d'auteurs n'ont pas tenu compte de cette dualité d'évolution et ont considéré globalement, sur un critère purement physiognomique, la totalité de la végétation surmontant la limite supérieure des arbres comme appartenant à l'étage alpin. Ils incorporent ainsi à tort dans cet étage une partie de l'étage subalpin, et parfois même tout ce dernier lorsqu'il est, pour des raisons locales, asylvatique ; ce qui équivaut à croire que l'étage alpin peut surmonter directement la Hêtraie, alors qu'on pourrait en réalité reboiser ce "faux alpin".

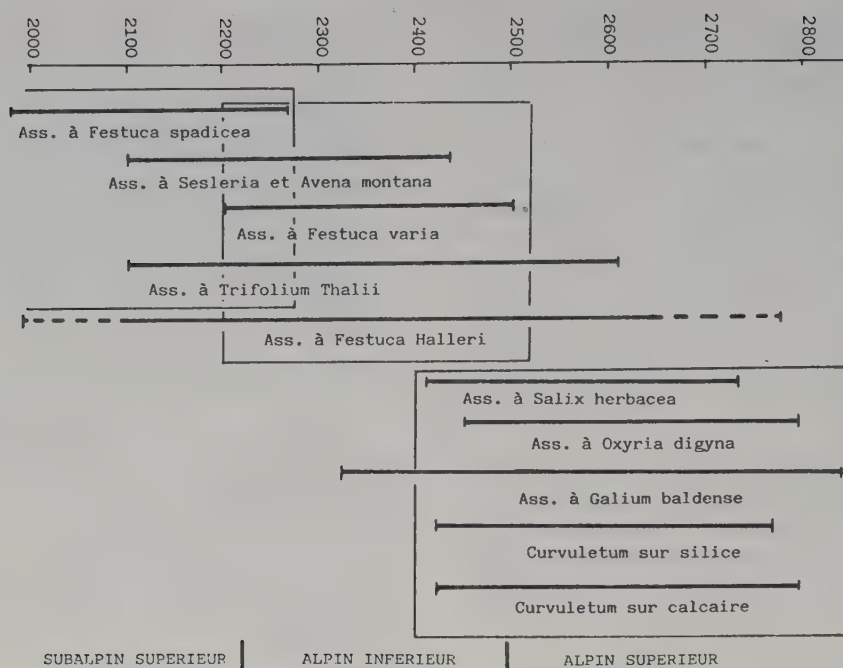


Fig. IX-11. Répartition altitudinale de quelques groupements alpins dans le bassin supérieur de la Tinée (tableau dressé d'après les altitudes de relevés de Guinochet, 1938). Les cadres noirs essaient de regrouper au mieux les associations appartenant respectivement au Subalpin supérieur et aux deux sous-étages de l'Alpin; on voit que les répartitions altitudinales de ces associations se chevauchent souvent, c'est-à-dire que plusieurs d'entre elles sont communes aux trois niveaux, et que, dans le complexe "supra-forestier", il n'est pas facile de séparer ce qui est remontée subalpine de ce qui est franchement alpin.

Cependant, comme le complexe herbacé supraforestier a donné lieu à des études très détaillées et à une classification maintenant bien structurée des groupements qui le composent, nous lui avons conservé ici, pour des raisons de clarté d'exposition, son unité et nous avons donc reporté dans le présent chapitre la description de groupements qui appartiennent authentiquement à l'étage subalpin et même parfois à son niveau inférieur, mais qui sont très généralement traités, dans les publications, avec l'étage alpin. Nous ferons, en temps voulu, les remarques nécessaires.

2 — SA STRUCTURE EN MOSAÏQUE

Nous avons vu précédemment, dans l'étude du Subalpin, que la notion de dynamisme conduisant à des climax arborés doit être nuancée en ce qui concerne cet étage : la lenteur de l'évolution de la végéta-

tion, liée à la dureté des conditions écologiques en haute altitude, et l'inhibition due à la pression pastorale, font que des associations subclimaciques frutescentes ou même herbacées maintiennent leur emprise sur des surfaces importantes.

Dans l'étage alpin, il est encore plus difficile de parler d'un dynamisme général et de séries évolutives, bien que des études phytosociologiques fines aient fait apparaître des relations dynamiques entre certains groupements. L'évolution de la végétation est toujours très lente, contrariée par le froid, la couverture nivale, l'érosion, les mouvements du sol. La rigueur et la variété des conditions écologiques créent, à la faveur du modelé topographique, une multitude de stations ayant chacune leur microclimat et leur sol particuliers ; la végétation est surtout une mosaïque de groupements permanents ou spécialisés, bloqués dans leur état

actuel par les conditions climatiques et par le rajeunissement continu des sols, et dont les individus d'association, souvent de faible superficie, alternent en un tapis très varié. Cette mosaïque est ordonnée, suivant des toposéquences souvent précises et répétitives (fig. IX-12) par la variation, à l'échelle du versant ou seulement du microrelief, des facteurs écologiques.

Au sein du biotope particulièrement rude que constitue le milieu de haute montagne, et dont nous avons rappelé les principales caractéristiques à propos de l'écophysiologie des végétaux alpins, certains facteurs sont plus particulièrement discriminants et déterminent la répartition relative des groupements.

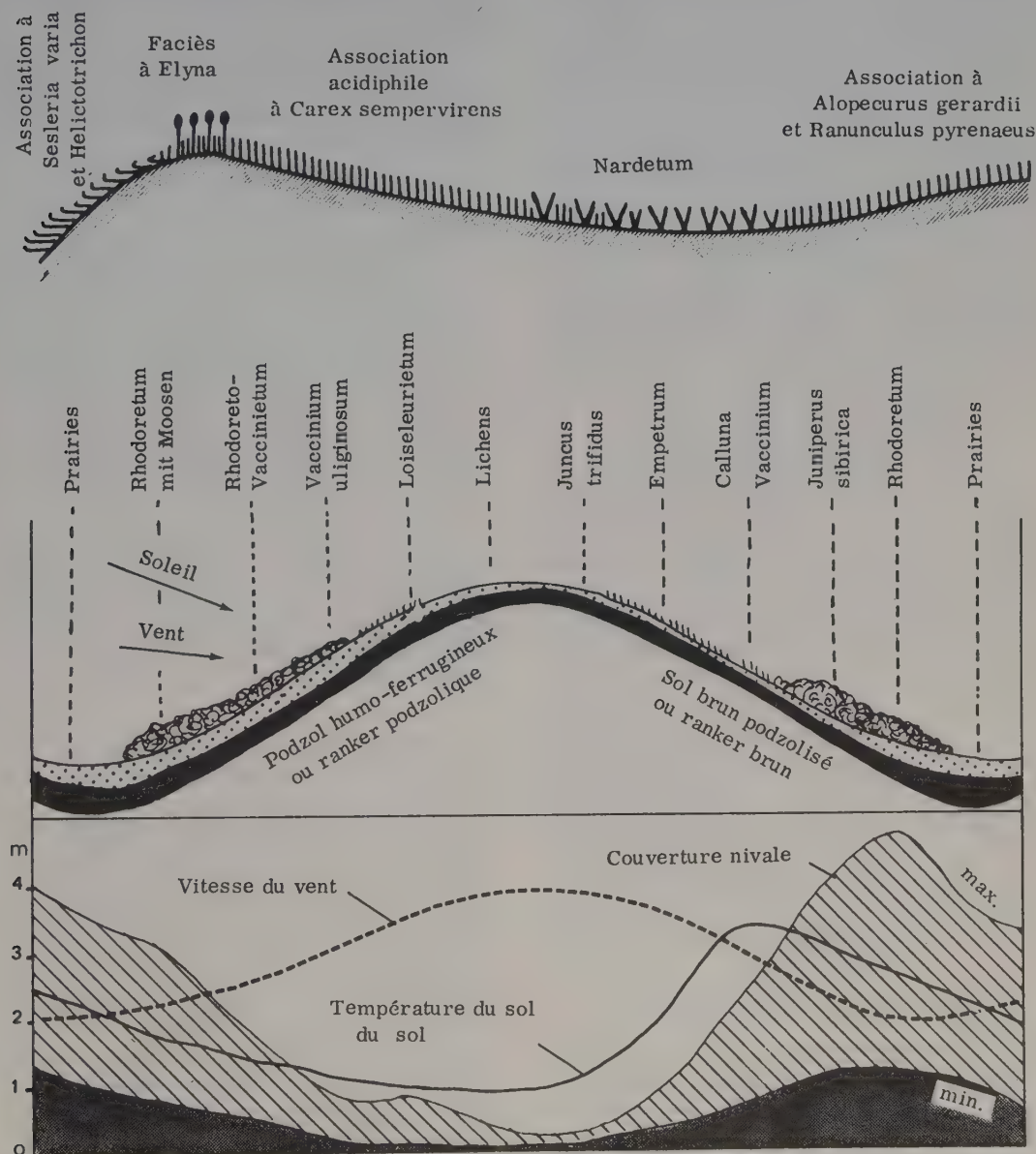


Fig. IX-12. Disposition en mosaïque des groupements végétaux alpins en fonction du microrelief (en haut, d'après Guinochet, 1938; en bas, d'après Aulitsky, 1974).

1. L'altitude

Elle intervient par le gradient thermique (diminution de la température de l'air, mais aussi de celle du sol, avec l'élévation), par l'accroissement des précipitations et surtout, du fait de la conjonction de ces deux facteurs, par une augmentation de la couverture nivale. On peut en première approximation distinguer des sous-étages, qui ont été représentés dans la figure IX-11.

2. Les facteurs topographiques

L'exposition et le modelé des pentes interviennent par les microclimats qu'ils déterminent et les abris qu'ils peuvent offrir localement à la végétation, mais ici encore leur action est plus ou moins indirecte et s'exerce notamment par une modulation des conditions thermiques et de la couverture de neige, ainsi que par le régime des vents qui est déterminant par exemple pour la localisation des associations à *Loiseleuria* ou à *Elyna*.

3. Les caractères physiques du sol

Les caractères édaphiques qui interviennent en premier lieu sont la compacité et la granulométrie : dureté et vitesse d'altération des roches, éboulis à éléments plus ou moins gros, possibilité de stabilisation nécessaire à l'installation de pelouses, sols alluviaux.

4. L'humidité du sol

Elle est en grande partie liée aux facteurs précédents : topographie, drainage, granulométrie, couverture nivale. Les combes à neige, les éboulis suintants, les ruisseaux, les dépressions inondées, abritent une foule d'associations et notamment différents types de marais et de tourbières.

5. La nature chimique de la roche-mère

Du fait que les sols de l'étage alpin sont souvent peu évolués ou constamment rajeunis par l'érosion, les caractères du substrat lithologique demeurent prédominants et les groupements alpins sont souvent classés en deux grands ensembles suivant qu'ils

se trouvent sur calcaire ou sur silice. En fait, cette notion doit être sérieusement nuancée par suite d'une convergence possible entre les sols des deux origines, qui sera examinée ci-après en 3, et d'autre part en raison de l'existence de nombreux types de roches de caractère intermédiaire, qui n'appartiennent nettement ni à la catégorie des roches siliceuses donnant des sols acides ni à celle des roches calcaires ou dolomitiques donnant des sols carbonatés :

- Les grès, qui peuvent produire des sols très différents suivant leur facilité d'altération et surtout selon la nature du ciment qui réunit les grains de silice.

- Les schistes et les marno-calcaires, qui portent notamment des groupements d'éboulis particuliers.

- Les gypses, roches calciques mais dont l'altération ne suit pas la même voie que celle des carbonates.

- Les roches cristallines à feldspaths calciques, notamment les gabbros qui peuvent héberger des plantes réputées calcicoles.

- Les "roches vertes", qui sont en réalité un groupe hétérogène donnant lieu à des types de pédogenèse très différents.

Néanmoins, on peut dans un premier temps conserver la notion simple d'une différence entre Alpin sur calcaire et Alpin sur silice, qui se partagent la surface de l'étage avec une légère prédominance en faveur du second.

3 — EXISTE-T-IL DES CLIMAX DANS L'ÉTAGE ALPIN ?

Parmi les groupements qui composent le complexe supraforestier, les uns sont manifestement des formations pionnières : faible recouvrement, composition inconstante, lithosols. D'autres, à l'opposé, sont des peuplements denses ou même fermés, homogènes, reposant sur des sols bien caractérisés : ce sont des pelouses que l'on peut considérer comme nées d'une lente et longue évolution ("Urwiesen" de Ellenberg). Là où la topographie ne détermine pas une érosion intense, par exemple sur les grands replats ou dans les cuvettes, les produits d'altération des roches restent sur place et

les précipitations abondantes déterminent un lessivage des matériaux ainsi accumulés, de sorte que la formation de sols est possible, contribuant à la stabilité de ces groupements présumés climaciques.

On peut alors essayer d'ordonner l'ensemble des groupements en allant des associations pionnières de rochers, d'éboulis et de marais, vers les pelouses fermées plus ou moins climaciques, et en séparant deux ensembles, l'un calcaire et neutro-basophile, l'autre siliceux et acidophile, suivant les principes ainsi résumés par Braun-Blanquet (1954) :

"Les relations dynamogénétiques des associations végétales alpines s'expriment le mieux en groupant la végétation en quatre grandes séries évolutives :

— séries prairiales, partant d'un substratum sec (éboulis, graviers, moraines), soit calcaire, soit siliceux ;

— séries marécageuses, partant des nappes d'eau ou de sources vives, soit acides, soit basiques.

Toutes les associations qui participent à l'élaboration du tapis végétal trouvent leur place assignée dans l'une ou l'autre de ces quatre séries.

Il est évident que cette évolution peut être arrêtée ou déviée non seulement par l'intervention de l'homme ou des animaux, mais aussi par des variations climatiques qui pourront se produire au cours de la succession"

Ces vues en apparence si logiques ont été un temps occultées par l'hypothèse d'un climax unique. Du fait de l'abondance des précipitations en haute altitude, les sols sont fortement lessivés et tendent, même lorsqu'ils sont formés à partir d'un substrat carbonaté, vers l'acidification. Or l'importance de ce phénomène a été longtemps très surestimée : il y a quelques dizaines d'années, pédologues et phytosociologues considéraient que l'évolution des sols alpins devait fatalement, lorsqu'elle pouvait parvenir à son terme, aboutir à une uniformisation entraînant elle-même une convergence dans les groupements végétaux et une évolution de ceux-ci vers un climax unique constitué par la pelouse à *Carex curvula* reposant

sur un sol de pH voisin de 5, cette acidification étant elle-même favorisée par l'accumulation d'humus brut.

Toutefois ces vues unitaires, résultant d'observations faites sous le climat humide des Alpes suisses et d'extrapolations quelque peu théoriques à toute la chaîne, avaient dû être déjà tempérées, notamment à la suite des travaux de Guinocet qui avait montré (1938) que dans les Alpes maritimes, et plus précisément dans le bassin de la Haute Tinée qui appartient à la terminaison méridionale de l'axe intra-alpin, les caractères de la rochemère persistent jusqu'au stade terminal et que les pelouses climaciques sur cristallin d'une part, sur calcaire et grès de l'autre, sont sensiblement différentes. Les observations ultérieures ont confirmé que l'évolution vers un climax acidophile unique du *Curvuletum* n'était pas, même dans les parties humides de la chaîne, le cas nécessairement général.

4 — LES MÉTHODES D'ÉTUDE : PHYTOSOCIOLOGIE OU ÉCOLOGIE

La disposition en mosaïque de groupements permanents ou spécialisés, et leur ordination suivant des facteurs écologiques évidents, faisaient évidemment de l'étage alpin un terrain privilégié pour définir et affiner la notion d'association végétale. Très tôt, les premiers groupements ont été reconnus par Kerner (1863), en particulier l'association à *Carex firma*. Parmi les 62 "formations" que distinguait Engler en 1903 pour l'ensemble de la chaîne alpine, 14 concernaient la végétation herbacée supraforestière, et parmi elles :

"Formation der Borstgras-Wiese, *Nardus stricta* ;

F. der Rostsegge, Carex ferruginea ;

F. des Polstersegge, Carex firma ;

F. des Horstsegge, Carex sempervirens (avec déjà la distinction d'un type calcicole à *Sesleria varia* et d'un type calcifuge à *Festuca varia*) ;

F. des Nacktriedrasens, Elyna bellardii ;

F. des Krummsegge, C. curvula ;

F. der Zwergazalea, Loiseleuria procumbens ;

F. der Schneetälchenmatten."

Rübel (1930) précisait ces descriptions par des listes d'espèces constantes ou caractéristiques.

Mais c'est essentiellement Braün-Blanquet et ses collaborateurs (Pallmann, Jenny-Lips, entre autres) qui ont méthodiquement construit l'édifice de la phytosociologie alpine moderne et groupé les associations en unités supérieures hiérarchisées. La figure IX-13 donne un tableau simplifié de ces principales unités et associations alpines.

Tout d'abord édifié en Suisse, le système phytosociologique alpin a été ensuite étendu sans modifications fondamentales à l'ensemble de la chaîne, les seuls écarts notables concernant la description, par Guinochet (1938) et Lacoste (1972) principalement, de groupements vicariants dans les Alpes sud-occidentales. Les travaux les plus récents ne s'écartent pas d'un modèle que l'on pourrait penser définitif.

Le fait que la phytosociologie du com-

	ROCHES CARBONATEES	ROCHES SILICATEES
Groupements rupicoles	POTENTILLO CAULESCENTIS prop. Androsacetum helveticae Ass. à <i>Saxifraga diapensioides</i>	ANDROSACION VANDELII Androsacetum vandellii Ass. à <i>Saxifraga florulenta</i>
Groupements d'éboulis	THLASPEION ROTUNDIFOLII Thlaspeetum rotundifolii sous-ass. à <i>T. limosellaefolium</i> Leontidetum montani <i>Berardietum lanuginosi</i>	ANDROSACION ALPINA Oxyrietum digynae sous-ass. à <i>Adenostyles leucophylla</i> Luzuletum spadiceae
Groupements submergés		LITTORELLION Callitricheto-Sparganietum
Combes à neige	ARABIDION CAERULEAE Arabidetum caeruleae Salicetum retuso-reticulatae	SALICION HERBACEAE Polytrichetum sexangularis Salicetum herbaceae Caricetum foetidae <i>Alopecureto-Caricetum</i>
Groupements fontinaux	CRATONEURION COMMUTATI Cratoneureto-Arabidetum	CARDAMINETO-MONTION Cardaminetum amarae sous-ass. à <i>C. asarifolia</i>
Marais	CARICION DAVALLIANAE Caricetum davallianae CARICION BICOLORIS-ATROFUSCAE Caricetum juncifoliae Kobresietum bipartitae	CARICION FUSCAE Eriophoretum scheuchzerii Caricetum fuscae
Pelouses Subalpin supérieur et Alpin inférieur	SESLERION CAERULEAE Caricetum firmiae Seslerieto-Semperviretum <i>Sesl.-Avenetum montanae</i> FESTUCION VIOLACEAE <i>Festuceto-Trifolietum thalii</i>	FESTUCION VARIAE Festucetum variaae <i>Festuceto-Potentilletum valderiae</i> Centaureeto-Festucetum spadiceae NARDION Ranunculeto-Alopecuretum gerardii CARICION CURVULAE Festucetum halleri et sous-ass. <i>occidentale</i>
Alpin supérieur	ELYNION MEDIOEUROPAEUM Elynatum	Curvuletum elynetosum Caricetum curvulae (Curvuletum typicum)

Fig. IX-13. Principales unités phytosociologiques de l'étage alpin, suivant le système de Braun-Blanquet. Les noms d'alliances sont en majuscules, les noms d'associations en minuscules; les associations ou sous-associations vicariantes spéciales aux Alpes sud-occidentales sont en italique.

plexe alpin constitue depuis longtemps un système immuable ne suffit pourtant pas à en masquer les imperfections : sous-estimation de la surface occupée par des groupements de composition intermédiaire (en particulier dans les pelouses) ou mal individualisés (appauvris, rajeunis par l'érosion, dégradés par le pacage ou le piétinement) ; absence presque totale de représentations cartographiques qui permettraient précisément d'apprécier la part réelle des groupements purs ; formalisme et fixité de la nomenclature. En outre, mais ceci n'est pas une conséquence de la méthodologie, les facilités offertes par un cadre maintenant bien au point ont favorisé le foisonnement de publications complètement redondantes, dépourvues de tout apport original et dont la lecture est souvent une pure perte de temps ; même l'introduction massive et trop souvent irréfléchie des méthodes informatiques n'a pas, en dépit de débuts prometteurs, apporté de progrès sensibles et n'a guère conduit qu'à la vérification de détails déjà bien connus.

Le principal défaut est sans doute l'insuffisance, paradoxalement plus grave dans les publications récentes que dans les

travaux classiques, des données écologiques, et plus généralement une certaine indifférence à l'égard du quantitatif.

Tout en conservant le cadre phytosociologique, qui reste actuellement la meilleure approche pour un exposé d'ensemble, la suite de ce chapitre s'écartera sensiblement des voies classiques en redonnant, autant que possible, la **priorité aux divisions écologiques** plutôt qu'à la nomenclature à base floristique. Nous utiliserons en première ligne le degré d'évolution des groupements, depuis les lithosols et les eaux jusqu'aux associations climaciques ; puis à l'intérieur des grandes divisions ainsi établies, la nature de la roche-mère, les niveaux altitudinaux, les facteurs topographiques ; ce faisant nous retrouverons, il est vrai, pour les groupements pionniers ou moyennement évolués, les grandes unités de la phytosociologie, en bon accord jusque-là avec l'écologie. C'est en abordant les pelouses évoluées que les choses ne vont plus, et que nous avons dû nous résoudre, face à d'évidents paradoxes de la phytosociologie devenue ici par trop formelle, à proposer les bases d'un regroupement nouveau.

E — Les groupements pionniers

1 — GROUPEMENTS RUPICOLES

La station rupicole représente un milieu écologiquement très spécial qui détermine une sélection rigoureuse des espèces.

Rappelons d'abord l'importance particulière que prennent, sur les rochers des étages alpin et nival, les groupements de Lichens.

Parmi les Phanérogames, les plus nettement adaptées sont les plantes qui s'installent dans les fissures de rochers, dans lesquelles leurs racines arrivent à pénétrer profondément. Elles sont soumises à des contraintes écologiques difficiles : la température (cf. fig. IX-4) varie fortement avec la saison et l'heure

de la journée, la teneur en eau de la terre des fissures peut s'abaisser jusqu'à 2 % par forte insolation. Ces plantes de fissures, dites **chasmophytes**, complètent souvent leur adaptation par une forme en coussinet des parties aériennes ; mais cette forme n'est pas générale et d'autres chasmophytes sont des plantes en rosette dont les feuilles sont souvent coriaces et cireuses, comme chez beaucoup de Saxifragées ; d'autres encore ont un port en espalier appliqué contre le rocher (*Globularia*, *Rhamnus*, *Salix*).

Mais toutes les plantes rupicoles (**lithophytes**) ne sont pas des Chasmophytes, pas plus que tous les rochers ne sont des falaises subverticales ; beaucoup de parois rocheuses présentent des pentes modérées

sur lesquelles de nombreux replats ou anfractuosités retiennent la terre et supportent la majorité de la végétation rupicole.

Les groupements rupicoles de l'étage alpin sont, comme ceux des étages inférieurs, remarquablement riches en endémiques qui persistent ici à la faveur d'une absence de concurrence des espèces non adaptées à ce milieu.

Les relations biotiques sont peu développées, en raison du faible recouvrement et de la distance entre les plantes ; on peut même considérer qu'il ne s'agit pas de véritables groupements et que chaque espèce vit en fonction de son auto-écologie. Les combinaisons d'espèces sont en grande partie le fait du hasard et permettent la description d'une myriade d'associations, jeu sans grande portée scientifique. Beaucoup plus intéressante serait la mise en évidence de gradients en altitude ou en longitude, par exemple une comparaison précise entre les groupements montagnards et alpins ou entre les groupements vicariants des Alpes orientales et occidentales.

a) Groupements calcicoles

1. Dans l'étage alpin proprement dit

Ils sont généralement rapportés à l'alliance *Androsacetum helveticae*, décrite initialement des chaînes calcaires suisses et autrichiennes, mais qui semble présente dans la totalité de l'arc alpin. Ses deux caractéristiques sont *Androsace helvetica* et *Draba tomentosa*.

2. Dans l'étage subalpin

Les parois calcaires étant retivement rares dans l'étage alpin, la plupart des groupements rupicoles calcicoles appartiennent en réalité au Subalpin. Ils peuvent être rattachés dans l'ensemble à l'alliance *Potentillion caulescentis* qui réunit tous les groupements rupicoles calcicoles depuis l'étage collinéen, l'espèce caractéristique *Potentilla caulescens* étant elle-même répandue à toutes altitudes depuis les basses montagnes méditerranéennes.

Le groupement classique est l'association à *Potentilla caulescens* et *Hieracium humile*, mais de nombreuses associations voisines ont été décrites, plus ou moins caractérisées par différentes espèces de *Campanula*, de *Silene* et de *Saxifraga*. Dans les Alpes du Sud, ces groupements s'enrichissent et se modifient ; *Potentilla caulescens* est fréquemment accompagnée ou remplacée par d'autres Potentilles : *P. nitida* dans les Alpes slovènes (T. Wraber, 1970), *P. clusii* dans les Karawanken, *Pr. marginata* dans les Alpes sud-occidentales. Dans ces dernières en particulier, l'association à *Primula marginata*, qui relaie en altitude le *Potentilletum caulescentis*, est caractérisée suivant les massifs par différentes Saxifrages : *Saxifraga diapensioides* dans la partie italienne, *S. lingulata* en Haute-Provence (Guinochet, 1938 — Lavagne, 1963 — Barbero, 1969).

b) Groupements silicicoles

Ils sont rapportés dans leur ensemble à une alliance *Androsacion vandellii*, caractérisée par *Androsace vandellii* (= *A. multiflora*), de nombreuses espèces de Primevères (*Primula viscosa*, *P. hirsuta* et beaucoup d'autres dans les Alpes sud-orientales), des Saxifrages (*Saxifraga cotyledon*, *S. exarata*, *S. bryoides*, *S. retusa*, etc.), la très belle Boraginacée *Eritrichum nanum*.

L'une des plus riches associations de ce groupement a été décrite dans le Massif du Mercantour, où elle renferme plusieurs paléo-endémiques, comme *Silene cordifolia* et la magnifique Saxifrage à fleurs rouges *S. florulenta* (Guinochet, 1938 — Barbero et Bono, 1967 — Focquet, 1982).

2 — GROUPEMENTS DES SOLS MOBILES

Les roches se désagrègent sous l'effet combiné des agents atmosphériques (différences de dilatation, gel) et du taraudage par les racines. Les débris s'accumulent en formant souvent à la base des falaises des cônes et des guirlandes d'éboulis instables qui portent une végétation intermédiaire entre celle des groupements rupicoles précédents et celle des pelouses résultant par la suite d'une éventuelle consolidation des éboulis.

Les associations d'éboulis varient essentiellement en fonction de deux facteurs : la nature lithologique de la roche, qui reste prédominante dans la mesure où il n'y a pas encore d'élaboration d'un véritable sol, et la granulométrie qui conditionne à son tour d'autres caractères du milieu, comme la circulation ou la rétention de l'eau.

Les plantes en coussinets, en rosettes et en espalier sont moins nombreuses et moins typiques que dans les rochers ; en revanche d'autres formes biologiques de lithophytes apparaissent, caractérisées par les adaptations morphologiques de leur appareil souterrain :

- les **lithophytes migrants** sont pourvus de stolons, aériens ou souterrains, qui courent parallèlement à la surface de l'éboulis et s'enracinent de place en place dans la terre fine accumulée à faible profondeur ;

- les **lithophytes stabilisateurs** forment au contraire des plaques, et peu à peu des gazons, parfois détruits en leur centre et croissant par leur périphérie. Ainsi *Dryas octopetala*, qui joue un rôle capital dans la colonisation des replats rocheux et des éboulis calcaires et représente une des principales espèces pionnières conduisant vers les pelouses calcaires ; ses racines sont abondamment pourvues de mycorhizes ("Silberwurz") et la croissance est très lente, les grosses touffes pouvant dépasser l'âge d'un siècle. (cf. fig. IX-8).

Le recouvrement de la végétation reste toujours faible, à la fois à cause de la mobilité du substrat détruisant une partie des plantes, de la pauvreté en terre fine et en eau, et de la concurrence entre les parties souterraines qui sont toujours plus développées que les organes aériens (fig. IX-14).

Un cas important et original de groupements de terrain meuble est celui de la colonisation des moraines, très étudié depuis quelques dizaines d'années à la faveur de la période récente de retrait des glaciers. Les conditions écologiques y reproduisent dans une certaine mesure celles qui ont dû régner à la période tardiglaciaire. Citons

les travaux de Lüdi (1958) sur moraines de Suisse, ceux de J.L. Richard (1968 et 1973) sur les moraines du Glacier d'Aletsch, de Jochimsen (1970) au Tyrol, de B. Zollitsch (1969) sur le Grossglockner et le très beau livre de Moiroud et Gonnet (1977). Cette colonisation est relativement rapide dans ses stades pionniers ; plus lente après ; elle concerne le plus souvent des moraines formées de débris siliceux, les appareils glaciaires étant surtout développés dans la partie centrale de la chaîne (cf. fig. VIII-9).

a) Éboulis calcaires

L'ensemble des associations d'éboulis calcaires est rangé dans une alliance du *Thlaspeion rotundifolii* qui est largement répandue dans toutes les chaînes calcareo-schisteuses de l'Europe moyenne.

Suivant la granulométrie de l'éboulis, on peut distinguer deux groupes d'associations :

- 1) Le premier groupe, se rencontrant sur les éboulis grossiers ou moyens, est formé essentiellement de l'association *Thlaspeetum rotundifolii*, commune dans toutes les Alpes. Sa forme classique a été décrite dans les Alpes centrales et orientales et il est caractérisé par les espèces suivantes : *Thlaspi rotundifolium*, *Cerastium latifolium*, *Poa cenisia*, *Trisetum distichophyllum*, *Doronicum grandiflorum*, *Linaria alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Galium helveticum*.

Le *Trisetum distichophyllum*-*Athamanthetum* (Lippert) du Subalpin des Alpes de Berchtesgaden (voir plus haut, Série du Pin mug) diffère un peu dans sa composition mais paraît avoir une écologie voisine.

Une association voisine, mais caractérisée par les deux endémiques *Thlaspi minimum* et *Alyssum ovirensense*, a été observée dans les Dolomites vicentines (Lasen, Pignatti et Scopel, 1977).

Dans les Alpes sud-occidentales, l'association typique est représentée par une forme comprenant de nombreuses endémiques de cette partie de la chaîne : *Viola cenisia*,

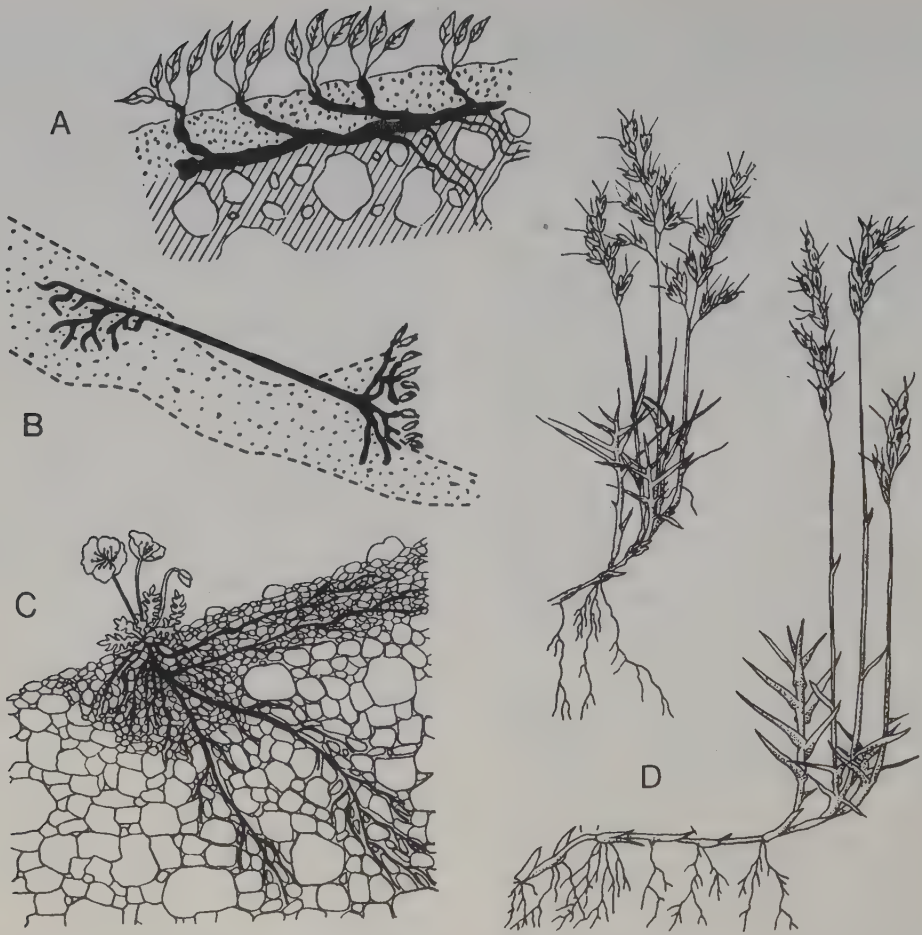


Fig. IX-14. Les adaptations des végétaux d'éboulis dans l'étage alpin. A, *Valeriana montana* sur un dépôt fluvioglaciaire; les racines sont ancrées dans le dépôt (en hachures) sous-jacent au sol superficiel mobile (en pointillés). B, *Salix retusa*, l'un des Saules nains alpins: les racines ancrent la plante dans le sol en amont, et à l'autre extrémité les branches et les rameaux se disposent en espalier retenant eux-mêmes une partie de la terre. C, *Papaver sendtneri* dans un éboulis: dimorphisme des racines dont certaines exploitent les couches superficielles du sol tandis que les autres pénètrent profondément en fixant la plante. D, *Trisetum distichophyllum*, longuement stolonifère et pouvant se propager à distance dans le sol de l'éboulis: les espèces de ce type sont dites "lithophiles migrants" (d'après Allorge et Jovet, Schröter, Favarger).

Campanula alpestris, *Crepis pygmaea*, *Allium narcissiflorum*, et aussi *Helictotrichon montanum* très caractéristique de la pelouse qui en résulte ensuite par consolidation.

2) Un second groupe d'associations se développe sur les éboulis fins, notamment

sur ceux des schistes et des marno-calcaires. Le groupement le plus important, le *Leontideum montani*, comprend une grande partie des espèces du groupement précédent, mais en outre *Leontodon montanum*, *Saussurea depressa*, *Taraxacum alpinum*, *Festuca pumila*, et localement *Saxifraga biflora*.

Dans les Alpes sud-occidentales ce groupement se retrouve, avec des endémiques comme *Diplotaxis repanda*, mais on a décrit aussi une association voisine caractérisée par la curieuse Composée *Berardia lanuginosa*, paléoendémique systématiquement très isolée (Guinochet, 1938). Les associations de ce groupe passent également par consolidation à la pelouse à *Helictrotrichon montanum* (*Avena montana*).

3) Les éboulis provenant des calschistes représentent un cas particulier. Ils sont toujours assez fins : la flore, quoique voisine des associations précédentes, est nettement plus riche, et Zollitsch (1966) en a fait une alliance spéciale, dite *Drabion hoppeanae*. Mais beaucoup d'espèces sont communes avec les groupements calcicoles proprement dits, et le pH du sol est, comme dans ces derniers, de l'ordre de 7,5 à 8 (au lieu de 5 dans les éboulis siliceux).

b) Éboulis siliceux

Les associations correspondantes ont été groupées dans l'alliance *Androsacion alpinae* ; ici encore les différentes associations sont assez voisines entre elles, à quelques différences près introduites par le degré de grosseur des matériaux.

1) L'association principale, qui est dite *Oxyrietum digynae*, se trouve surtout sur les éboulis de moyenne et petite dimensions et sa composition est très homogène dans toute la chaîne, de la Carinthie aux Alpes maritimes. Les principales caractéristiques sont les suivantes : *Oxyria digyna*, *Cerastium uniflorum*, *Doronicum clusii*, *Poa laxa*, *Epilobium alpinum*, *Luzula spadicea*. Par rapport aux éboulis calcaires, on remarquera la vicariance dans les espèces de *Cerastium*, *Doronicum*, *Poa*.



Fig. IX-15. *Thlaspi limosellaefolium*, endémique des éboulis du massif du Mercantour (cl. G. Bono).

Dans les Alpes maritimes, un groupement très proche est caractérisé par les endémiques *Viola valderia* et *Thlaspi limosellefolium* (Guinochet, 1938 — Barbero et Bono, 1967) (fig. IX-15).

2) Les éboulis fins conservant longtemps l'eau de fonte portent une association spéciale, le *Luzuletum spadiceae*, de composition voisine de l'*Oxyrietum* auquel elle passe progressivement.

3) Les éboulis à gros blocs portent une association un peu différente caractérisée par *Adenostyles leucophylla*, espèce spéciale aux Alpes occidentales et centrales.

3 — GROUPEMENTS DES COMBES A NEIGE

La végétation des combes à neige est caractérisée par des espèces de petite taille, adaptées à une vie prolongée sous la couverture nivale et à période végétative très courte, qui peut se limiter à deux ou trois mois (flore chionophile).

Il est intéressant de constater la parenté entre les groupements des combes à neige des Alpes, des autres grandes chaînes comme les Carpates et les Pyrénées, et des montagnes nordiques comme la chaîne scandinave.

1) Les deux associations alpines décrites des combes à neige sur sol calcaire appartiennent à l'alliance *Arabidion coeruleae* et diffèrent ici encore par la granulométrie du sol.

Sur les pierriers longtemps couverts de neige se développe le *Salicetum retusoreticulatae* caractérisé par deux espèces de Saules nains rampants, accompagnés d'un cortège quelque peu inconstant ; la litière des Saules forme une abondante matière humique qui prépare l'installation de l'association suivante, *Arabidetum coeruleae*, caractérisée par *Arabis coerulea*, *Gnaphalium hoppeanum*, *Potentilla dubia*. Par acidification lente du sol, celle-ci peut à son tour évoluer vers le *Salicetum herbaceae* des sols siliceux.

2) Dans les combes à neige des massifs siliceux, le tapis végétal est mieux développé

et plus varié. Suivant la durée décroissante de l'enneigement, on a distingué les trois associations suivantes :

— le *Polytrichetum sexangularis*, formant un tapis serré de Mousses et d'Hépatiques, et qui peut subir un enneigement dépassant dix mois ;

— le *Salicetum herbaceae*, caractérisé par la plus petite des espèces de *Salix*, dont l'appareil végétatif développé essentiellement sous terre produit de minuscules pousses ne présentant que deux à trois feuilles et un chaton. Le reste du groupement est constitué d'autres espèces prostrées ou de très petite taille (fig. IX-16) ;

— le *Caricetum foetidae*, qui se développe lorsque la durée d'enneigement s'abaisse à huit mois environ et où apparaissent déjà des espèces de pelouses comme *Luzula spadicea*, *Polygonum viviparum*. Dans les Alpes occidentales a été observée une sous-association voisine où *Carex foetida* est accompagné d'*Alopecurus gerardi*.

4 — GROUPEMENTS AQUATIQUES ET DE MARAIS

a) La végétation submergée

Bien qu'aient été définies une alliance *Littorellion* et une association *Callitricheto-Sparganietum affinis*, on ne peut guère parler de groupements tant est pauvre la flore des lacs alpins qui se réduit à *Sparganium affine* (*S. minimum*), formant souvent des peuplements denses et étendus, et à quelques compagnes infidèles, à moins qu'on ne prenne en considération les nombreuses algues unicellulaires, Desmidiées (*Micrasterias*) et Diatomées surtout. Comme beaucoup de végétations aquatiques, celle-ci est cosmopolite et se retrouve aux Pyrénées (où elle est d'ailleurs plus riche que dans les Alpes) et jusqu'au Groenland.

b) Groupements de sources et de suintements

On les rapporte classiquement à deux associations, suivant la composition des

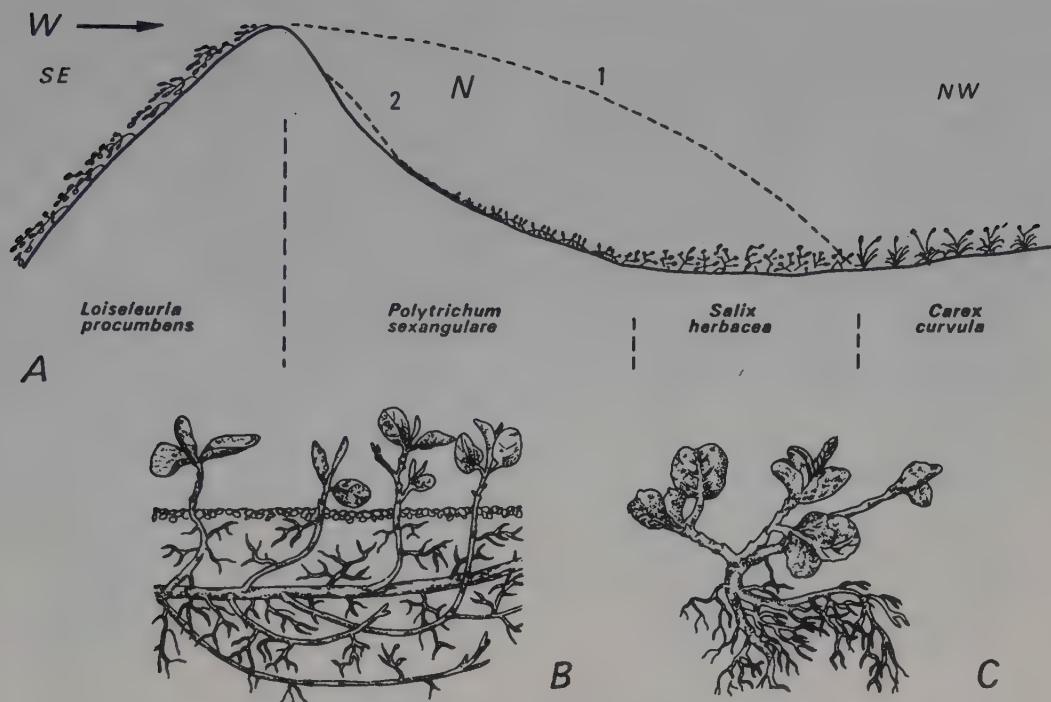


Fig. IX-16. Végétation des combes à neige: A, zonation de la végétation en fonction de la durée de la couverture nivale: (d'après Braun-Blanquet): W, direction des vents dominants, N, congère de neige: 1, son niveau supérieur au début de la saison végétative, 2, ce qui en reste en été (d'après Braun-Blanquet). B et C, *Salix herbacea*: prédominance des parties souterraines.

eaux : le *Cardaminetum amarae*, dans les eaux oligotrophes, bien oxygénées, légèrement acides, et le *Cratoneuro-Arabitetum bellidifoliae*, des sources calcaires de pH 7 à 8.

La composition de ces deux associations est analogue, avec de nombreuses vicariances au niveau spécifique, y compris parmi les Mousses qui sont abondantes et forment souvent un tapis bigarré de vert, de jaune et de brun, incrusté de tuf dans la seconde association.

<i>Cardaminetum</i>	<i>Arabitetum</i>
<i>Cardamine amara</i>	<i>Arabis bellidifolia</i>
<i>Saxifraga stellaris</i>	<i>Saxifraga aizoides</i>
<i>Epilobium alpinum</i>	<i>Carex flava</i>
<i>Stellaria alsine</i>	<i>Equisetum variegatum</i>
<i>Alchemilla fissa</i>	<i>Tussilago farfara</i>
<i>Caltha palustris</i>	<i>Epilobium alsinifolium</i>
<i>Philonotis seriata</i>	<i>Philonotis calcarea</i>
<i>Bryum schleicheri</i>	<i>Bryum ventricosum</i>
<i>Scapania undulata</i>	<i>Cratoneuron falcatum</i>
<i>Calliergon stramineum</i>	<i>Cratoneuron glaucum</i>

Dans les Alpes cottiennes et les Alpes maritimes, les deux associations présentent chacune une sous-association à *Cardamine asarifolia*.

Une étude très détaillée de la flore cryptogamique (Bryophytes et Lichens aquatiques) portant sur de nombreuses stations des Alpes suisses orientales et sur des comparaisons avec le Tyrol et le Briançonnais conduit P. Geissler (1976) à une révision de la nomenclature phytosociologique de ces groupements et à la distinction de 12 associations réparties en quatre alliances et deux ordres.

c) Marais acides

Il s'agit de bas-marais à Cypéracées et Mousses, car les hautes tourbières à *Sphagnum* n'existent pas dans l'étage alpin et les populations de Sphaignes qui se rencontrent, rarement d'ailleurs, dans le Subalpin sont toujours assez pauvres ou même monospécifiques (cf. Gams, 1967).

Carex fusca (*C. goodenowii*) est l'espèce à la fois caractéristique du *Caricion fuscae*

et dominante, édicatrice de tourbe. *Carex echinata* et *C. canescens*, ainsi que les Mousses *Calliergon stramineum* et *C. sarmentosum*, sont également de bonnes caractéristiques.

Trois associations se succèdent, depuis l'eau libre occupée par le *Sparganietum* vers la prairie à *Nardus* qui représente le stade terminal de consolidation : l'*Eriophoretum scheuchzerii*, groupement très pauvre encore semi-aquatique ; le *Caricetum fuscae*, reconnaissable aux grosses touffes en buttes (touradons) du *Carex*, et enfin le *Trichophoretum caespitosum*.

d) Marais alcalins —

Le groupement principal est l'alliance *Caricion davallianae*, représentée dans les

Alpes par une seule association, avec le *Carex dioïque* *C. davalliana*, *Eriophorum latifolium*, *Carex oederi*, *Swertia perennis* et des Mousses des genres *Drepanocladus* et *Cratoneuron*. Ici encore la consolidation passe par un stade à *Trichophorum caespitosum*.

Plus rarement s'observent des groupements de l'alliance *Caricion bicoloris-atrofuscae*, bien développée dans les montagnes nordiques mais qui, dans les Alpes, est une relique glaciaire et en quelque sorte une "végétation arctico-alpine". On en connaît deux associations alpines, le *Caricetum juncifoliae* et le *Kobresietum bipartitae*, riches en raretés (*Carex bicolor*, *C. microglochin*, *Tofieldia pusilla*), mais l'une et l'autre (Bressoud et Trotreau, 1984) menacées de disparition.

F — Les pelouses calcicoles

Elles sont développées essentiellement dans les massifs préalpins ; mais elles passent également sur les substrats calcaires de l'axe intra-alpin et ne présentent pas alors de différences fondamentales de composition par rapport aux pelouses préalpines.

Dans le système de Braun-Blanquet sous sa forme classique, elles constituent l'ordre des *Seslerietalia varia*e et se répartissent en trois alliances d'écologie différente :

- *Seslerion varia*e : pelousés maigres du Subalpin et de l'Alpin inférieur ;
- *Caricion ferrugineae* : pelouses méso-philés, sur sol plus profond, de même répartition altitudinale ;
- *Elynion* : limité à l'étage alpin et surtout à sa partie supérieure.

Comme on le verra dans les chapitres X et XII, ces trois alliances existent dans les chaînes calcaires périphériques (Jura, Apennin du Nord et du Centre, Dinarides), l'*Elynion* seulement dans la mesure où l'altitude de ces chaînes atteint l'étage alpin. Elles y sont toutefois représentées en partie par des associations différentes, ainsi que dans les régions calcaires des Tatras.

Vers le Nord, elles font défaut dans tout l'arc hercynien. Seul l'*Elynion* réapparaît, sous des associations assez différentes, dans la chaîne scandinave.

Dans les Pyrénées et les Balkans, elles sont remplacées par des alliances vicariantes à base de *Festuca*, auxquelles s'ajoutent localement des groupements de type altiméditerranéen, à *Festuca dimorpha*, *Helictotrichon sempervirens* et *Astragales* épineux, qui apparaissent déjà dans les Alpes sud-occidentales.

Nous distinguerons ci-après deux groupes seulement, avec un contenu un peu différent et une définition fondée davantage sur l'écologie que sur la floristique.

1 — PREMIER GROUPE : PELOUSES CALCICOLES MAIGRES, SUR SOLS PEU ÉVOLUÉS NEUTRES OU BASIQUES (fig. IX-17 et 18)

Ce groupe correspond ici sensiblement à l'ensemble des alliances *Seslerion varia*e et *Elynion*.



Fig. IX-17. Quelques espèces des pelouses calcicoles subalpines et alpines. A, *Carex sempervirens*. B, *Carex firma* avec les différents stades de croissance: 1, partie souterraine de la tige et racines; 2, bas de tige dont les feuilles ont disparu; 3, partie moyenne des tiges portant les feuilles mortes des années récentes; 4, pousses vertes et florifères de l'année en cours (d'après Galland, 1983). C, *Festuca pumila*. D, *Elyna*.

Association à *Carex firma* (*Caricetum firmae*, *Firmetum*)

C'est l'un des premiers groupements végétaux alpins, reconnu déjà par Kerner en 1863 dans les Alpes du Tyrol.

Il occupe des stations rocheuses à faible déclivité, exposées au vent et au gel. Le sol peu profond, pauvre en humus, est une protorendzine. Localement s'observent des traces de sols polygonaux. *Carex firma* est une espèce à feuilles courtes, raides et piquantes (fig. IX-17 et IX-18), à fort recouvrement. L'association est homogène, relativement pauvre en espèces, mais très intéressante par ses caractéristiques : *Dianthus sternbergii*, *Primula wulfeniana*, *Gentiana froelichii*, *G. terglowiensis*, *Pedicularis rosea*, *Saussurea pygmaea*, *Carex mucronata*.

La dureté des conditions stationnelles réduit les possibilités d'évolution et le

Firmetum apparaît comme un groupement permanent. On connaît toutefois des stades pionniers à *Dryas* (Massif du Stelvio, Pedrotti) et des exemples d'évolution vers la landine à *Loiseleuria*.

L'optimum de développement se situe dans les Alpes sud-orientales : Carinthie, Slovénie. A partir de ce foyer, le nombre des espèces caractéristiques diminue vers l'intérieur de la chaîne et surtout vers l'Ouest : de 12 en Carinthie, il tombe à 7 dans le Tyrol, 5 dans l'Est de la Suisse, 3 en Suisse occidentale. Et dans les Alpes occidentales, l'existence de l'association est incertaine : *Carex firma* a été indiqué en Savoie et dans les Alpes maritimes (et d'une manière douteuse dans le Dauphiné et en Haute-Provence), mais seule une partie de son cortège l'accompagne sans constituer un véritable *Firmetum* (Barbero et Charpin).

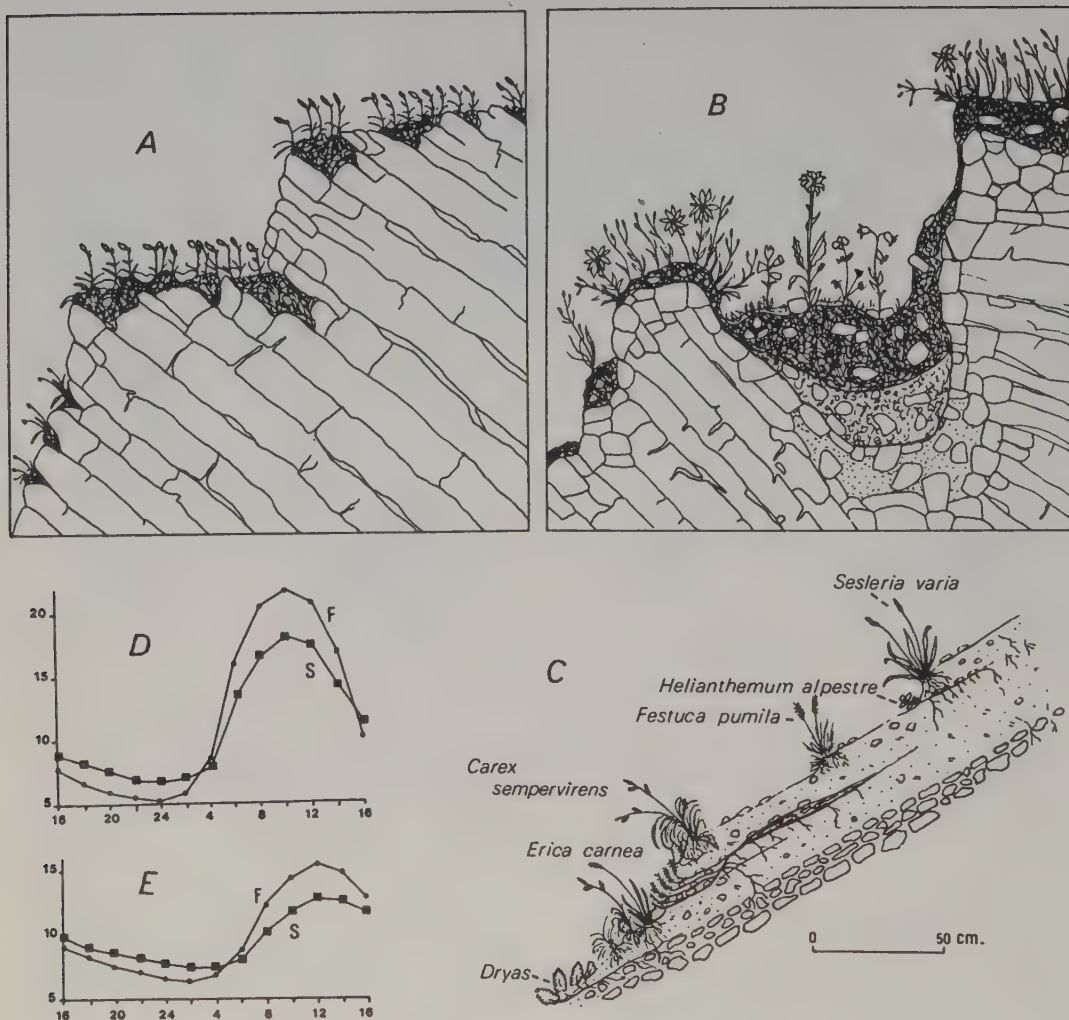


Fig. IX-18. Organisation comparée des pelouses calcicoles à *Carex firma* et à *C. sempervirens*. A et B, coupe des deux associations Firmetum et Seslerieto-Semperviretum et de leurs sols (d'après Lippert). C, une autre coupe de la seconde association (d'après Zuber, in Ellenberg 1978). D, température horaire des deux associations (F et S) au niveau du sol et à 5 cm de profondeur, en août (d'après Galland, 1982): écarts thermiques plus grands dans le Firmetum.

L'origine de l'association et la localisation orientale sont difficiles à expliquer. Braun-Blanquet suppose que le *Firmetum* avait peuplé les Alpes orientales bien avant l'extension des glaciers quaternaires et qu'il appartiendrait à l'ancien noyau tertiaire de la végétation alpine ; il pourrait avoir persisté dans des stations refuges nord-balkaniques et recolonisé la chaîne alpine récemment. Mais cette hypothèse s'accorde

mal avec la biologie cryophile de l'association actuelle. Il est possible que son absence ou son mauvais développement dans les Alpes occidentales soient dus tout simplement à l'insuffisance d'altitude des Préalpes calcaires de cette partie de la chaîne.

Des faciès intermédiaires avec l'association suivante ont été observés en Suisse (Galland).

Association à *Sesleria varia* et *Carex sempervirens*

Il s'agit plutôt d'un complexe formé d'une association principale, dite *Seslerieto-Caricetum sempervirentis* (couramment abrégé en *Seslerieto-Semperviretum*) et de races géographiques souvent considérées comme des associations distinctes. Ces groupements sont localisés sur les versants très inclinés d'exposition Sud, où ils forment des pelouses en gradins, à faible recouvrement, entrecoupées de taches d'érosion et qui ont été qualifiées d'une manière expressive de "pelouses écorchées".

La durée de la couverture nivale est faible, 6 à 7 mois, et la plupart des espèces sont déjà en pleine floraison en Juin. Le sol est sec, riche en éléments fins, et peut aller d'une rendzine à un sol humique carbonaté bien formé.

Les espèces dominantes, *Dryas octopetala*, *Sesleria varia*, *Carex sempervirens* (et *Helictotrichon montanum* dans les Alpes sud-occidentales) ont une grande valeur édificatrice, fixant les pentes, ralentissant le glissement du sol et préparant ainsi l'évolution du groupement.

Parmi les caractéristiques ou les espèces les plus importantes de ce groupe d'associations figurent : *Pedicularis rostrato-spicata*, *Hieracium villosum* s.l., *H. bifidum*, *Pedicularis verticillata*, *Leontopodium alpinum*, *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestris*, *Helianthemum alpestre*, *Aster alpinum*, *Oxytropis triflora*, *O. campestris*, *Biscutella laevigata*, *Potentilla crantzii*.

Les variations régionales sont importantes.

1) Le *Seslerio-Semperviretum* est typique dans les Préalpes centrales et orientales (cf. Schönfelder, 1970) ainsi que dans une partie des Alpes nord-occidentales et du Jura. Il a été observé par exemple dans l'Oberland bernois par Lüdi, au Splügen par Giacomini et al. (1962), dans les Alpes de Berchtesgaden par Thiele (1978), dans les Dolomites de Feltre par Lasen et al. (1977), dans les Karawanken par Aichinger (1933).

2) Des sous-associations ou associations très voisines, variantes floristiques, ont été décrites dans les Dolomites de Lienz (Wikus, *Seslerieto-Koelerietum eriostachyae*, *Valeriano-Seslerietum variae*, 1960), et dans les Préalpes suisses (J.L. Richard, 1977).

3) Certains de ces groupements sont en outre des variantes écologiques : la sous-association *caricetosum humilis* des Alpes rhétiques (Braun-Blanquet, 1969) est une forme plus continentale ; le *Serratulo-Caricetum* des Préalpes fribourgeoises (Berset, 1969) est une forme plus humide ; le *Caricetum fimbriatae* des Alpes graies (Verger, 1983) se développe sur serpentine.

4) Dans les Alpes sud-occidentales, l'association, encore typique dans les Préalpes de Savoie et le Nord du Dauphiné, se modifie très sensiblement et devient le *Seslerieto-Avenetum montanae* décrit par différents auteurs, de l'Oisans aux Alpes maritimes. Le *Carex* y est rare, *Helictotrichon montanum* devient un constituant essentiel, et des espèces méridionales apparaissent : *Globularia nana*, *Astragalus sempervirens*, *Hedysarum hedysaroides*. Il est possible que cette variante soit en réalité une adaptation aux conditions d'érosion plus forte dans ces régions.

5) Le *Seslerieto-Semperviretum* se modifie également avec l'altitude. Il en est ainsi de l'association à *Sesleria varia* et *Gentiana angustifolia* du Vercors et des Baronnies (Bannes-Puygiron, 1933), groupement appauvri, développé sur des gradins de rochers crétacés entre 1.400 et 1.600 m. d'altitude seulement. Mais surtout l'association se transforme, à sa limite supérieure, en une variante à *Festuca pumila*, qui passe à des groupements d'éboulis calcaires et qui représente peut-être, plutôt que l'*Elynetum*, le véritable climax de l'Alpin supérieur calcaire.

6) Des associations vicariantes, écologiquement très semblables et floristiquement assez voisines, jouent un rôle important dans le Haut-Appennin, les Dinarides, les Tatras ; c'est le cas également des associations du *Festucion scopariae* pyrénéen.

Association à *Elyna myosuroides* (*Elynetum*)

C'est le seul groupement de l'alliance *Elynion* dans les Alpes, où il a été identifié par Brockman-Jerosch (1907) en Suisse sud-occidentale, puis par Braun-Blanquet et Jenny (1926).

Il occupe des croupes et des crêtes battues par le vent et souvent déneigées en hiver, supportant de ce fait des températures extrêmes qui peuvent parfois descendre au-dessous de -35° . L'érosion éolienne, aidée du frottement des cristaux de neige et des particules arrachées au sol, sape les touffes d'*Elyna* qui se maintiennent par la résistance de leur système radical. *Elyna* est un excellent formateur d'humus ; la forte sclérisation de ses tiges et de ses feuilles ralentit leur décomposition, donne lieu à la formation d'un épais feutrage de plusieurs couches de tuniques foliaires. Le sol est humique carbonaté, acidifié dans l'horizon supérieur dont le contenu en humus peut dépasser 40 %.

Parmi les caractéristiques de l'association se trouvent des raretés comme *Dianthus glacialis* (Alpes orientales seulement), *Oxytropis lapponica*, *Gentiana tenella*, *Saussurea alpina*, *Phaca frigida*. Les arctico-alpines sont fréquentes : *Viscaria alpina*, *Cerastium alpinum*, *Trisetum spicatum*, *Antennaria carpathica*.

Le groupement est bien caractérisé des Alpes orientales jusqu'à l'Oisans. Plus au Sud, il a été observé à l'état fragmentaire et surtout sous des formes de transition vers la pelouse à *Carex curvula* : association à *Elyna* et *Carex curvula* ssp. *rosae* du Briançonnais, *Caricetum curvulae elynetosum* de la Tinée (Guinochet, 1938).

L'*Elynetum* est un groupement d'affinités nordiques. *Elyna myosuroides* a une aire de distribution holarctique très vaste, allant de l'Apennin et des Pyrénées du Sud jusqu'à l'Islande, la Sibérie, le Groenland et l'extrême Nord Canadien. Partout *Elyna* contribue à l'édification de pelouses soumises aux conditions climatiques les plus précaires et à une abrasion éolienne intense. Une alliance *Elynion boreo-arcticum* a été décrite dans les montagnes scandinaves.

Dans les Alpes cependant, l'*Elynetum* présente une parenté avec le *Seslerio-Semperviretum* et surtout avec ses formes d'altitude avec lesquelles il a en commun *Festuca pumila*, *Oxytropis campestris*, *O. triflora*, *Sesleria varia*, *Helianthemum alpestre*, *Anthyllis alpestris*, *Aster alpinus*.

2 — DEUXIÈME GROUPE : PELOUSES CALCICOLES SUR SOLS ÉVOLUÉS FAIBLEMENT ACIDES

A ce groupe, qui est ordinairement identifié à l'alliance *Caricion ferrugineae*, nous rattachons préalablement deux associations qui ont été décrites à l'origine dans les Alpes maritimes, mais qui ont probablement une aire beaucoup plus vaste et qui paraissent avoir leur place logique ici.

Association subacidophile à *Carex sempervirens*

Guinochet (1938) a montré que dans la vallée de La Tinée (Ouest du Mercantour) les pelouses climaciques sur sous-sols calcaires ou gréseux d'une part, et sur sous-sols siliceux d'autre part, sont constituées par deux groupements très voisins qu'il considère comme deux sous-associations d'une même association à *Festuca halleri*. Mais dans le groupement calcicole manquent les meilleures caractéristiques du *Festucetum halleri* proprement dit : le *Festuca* lui-même, *Juncus trifidus*, *Senecio incanus*, *Agrostis rupestris*, *Silene exscapa*, tandis que sont présentes des espèces du *Seslerieto-Semperviretum* : *Carex sempervirens* toujours dominant, *Sesleria varia* et *Helictotrichon montanum* plus rare, *Dryas octopetala*, *Trifolium thalii*. La logique de la phytosociologie débouche ici sur un rapprochement écologiquement surprenant, et il nous paraît préférable de considérer le groupement calcicole comme un intermédiaire entre le *Seslerieto-Semperviretum* et les associations à sols plus mûrs du *Caricion ferrugineae*.

Contrairement au *Seslerieto-Semperviretum*, ce groupement se développe sur pentes faibles et sur un sol assez profond, de plusieurs décimètres, humique carbonaté, faiblement acide (pH 6 à 7) ; il est à rechercher ailleurs dans les Alpes sud-occidentales,

et notamment dans leur partie interne où il est possible qu'il présente une extension assez vaste et jusqu'ici méconnue.

**Association à *Festuca paniculata* et
Centaurea uniflora (Festucetum spadiceae
p.p.)**

Comme l'a établi Lacoste (1972), le groupement décrit comme *Festucetum spadiceae* depuis l'Oisans jusqu'aux Alpes maritimes doit être partagé en deux formes distinctes, l'une sur substrat calcaire et l'autre sur silice (pour celle-ci, voir ci-après, G1).

La forme calcicole est une population dense de *Festuca*, dont les hampes florales, porteuses d'une inflorescence brun doré à maturité, peuvent atteindre 60 à 80 cm ; elle fournit des pâturages et des prairies de fauche de bonne productivité. Le sol est profond, décalcifié, faiblement acide ou neutre.

La richesse floristique est remarquable : *Centaurea uniflora* (très caractéristique), *Trifolium montanum*, *Tr. alpestre*, *Potentilla grandiflora*, *Silene nutans*, *Hypericum richeri*, *Hieracium peletierianum*, *H. laggeri*, *Luzula pediformis*. *Asphodelus albus* est souvent envahissant ; *Meum athamanticum*, *Arnica montana*, *Plantago serpentina*, *Carex sempervirens* sont des compagnes presque constantes.

L'aire du groupement semble couvrir, avec une composition très homogène, la zone interne des Alpes sud-occidentales : Oisans, vallée de Névache, Ubaye, Alpes maritimes, Alpes ligures. Il paraît exister sous des formes appauvries dans la zone intermédiaire et dans une partie des Alpes nord-occidentales (Tarentaise, Moyen-Drac), ainsi peut-être que dans les Alpes sud-orientales.

**Association à *Carex ferruginea*
(Caricetum ferrugineae)**

Cette association, identifiée par Lüdi (1921) dans l'Oberland bernois, paraît répandue dans les Alpes calcaires du nord de la Suisse (Préalpes fribourgeoises, Berset, 1969), et a été signalée en Haute-Savoie ainsi que dans les Grisons (Braun-Blanquet) ; sa présence plus à l'est est douteuse (Karawanen ?).

Comme les deux associations précédentes, ce groupement est intermédiaire entre les pelouses calcicoles maigres et les pelouses acidophiles de l'association suivante.

**Association à *Festuca violacea* et
Trifolium thalii (Festuceto-Trifolietum
thalii)**

C'est une prairie dense et vigoureuse, vert foncé, d'un bon rendement fourrager, assez homogène dans toute la chaîne, depuis le Tyrol jusqu'aux Alpes maritimes. Elle occupe des sols humides, bien aérés, neutres ou faiblement acides, à long enneigement, entre 2.000 et 2.600 m. Parmi les espèces caractéristiques ou abondantes figurent *Festuca violacea*, *Trifolium thalii* et *Tr. badium*, *Linum alpinum*, *Trollius europaeus*, *Anemone narcissiflora*, *Geranium sylvaticum*, *Polygonum viviparum*, *Phleum alpinum*, *Ligusticum mutellina*, *Crepis aurea*. La composition floristique présente aussi des analogies avec celle du *Seslerieto-Semperviretum* (*Oxytropis campestris*, *O. triflora*, *Helianthemum alpestre*, *Biscutella laevigata*, *Aster alpinus*, *Potentilla crantzii*) et avec celle du *Festucetum paniculatae*. Une sous-association à *Plantago serpentina* a été mentionnée dans le Mercantour.

G — Les pelouses silicicoles

Elles se répartissent, dans le système phytosociologique, dans les trois alliances *Festucion variae*, *Nardion* et *Caricion*

curvulae, que nous conserverons ici avec quelques modifications de leur contenu et de leur définition.

1 — PREMIER GROUPE : PELOUSES ROCHEUSES DE VERSANT SUD

Elles correspondent sensiblement à l'alliance *Festucion variae*. Elles caractérisent les pentes siliceuses bien exposées, tôt déneigées, de la partie centrale et méridionale de la chaîne et représentent dans une certaine mesure le vicariant silicicole du *Seslerion variae*. Les pelouses de ce groupe sont essentiellement subalpines et ne dépassent guère 2.300 m. Elles sont fréquemment colonisées par *Juniperus alpina* et pourraient presque être considérées comme une série, dans la mesure où cet arbuste pourrait lui-même être assimilé à un climax dans les parties méridionales de la chaîne alpine, du Massif Central et d'une partie des Pyrénées (*Juniperion nanae* de Braun-Blanquet).

Association à *Festuca varia* (fig. IX-19) (*Festucetum variae* ou "Varietum")

Elle a été décrite d'abord dans les Alpes orientales (Valais, Tessin, Grisons), où elle forme sur les pentes rocheuses des tapis glissants mais non organisés en gradins comme le *Seslerietum*. Le sol est un ranker.

Parmi les espèces caractéristiques ou constantes figurent *Laserpitium halleri*, *Potentilla grandiflora*, *Bupleurum stellatum* (qui caractérise aussi les groupements rupi-

coles siliceux de ce niveau), *Senecio doronicum*, *Veronica fruticans*, *Achillea moschata*. En Engadine a été observé un faciès à *Poa violacea* et *Avena pratensis*, sans *Festuca varia*. Ailleurs, sur des sols mieux développés, l'association passe progressivement à un faciès à *Carex sempervirens* et il est possible qu'elle existe sous cette forme dans une partie des Alpes du Nord.

Dans les Grisons, Braun-Blanquet (1969) a décrit deux groupements voisins du *Varietum* dans l'étage subalpin inférieur, entre 1.800 et 2.100 m. : l'association à *Dracocephalum ruyschianum* et *Potentilla grandiflora*, et le *Laserpitio-Avenetum*.

De même que le *Seslerieto-Semperviretum* se transforme dans les Alpes sud-occidentales en une association voisine à *Helictotrichon montanum*, le *Varietum* y prend une forme un peu différente, dite "association à *Festuca varia* et *Potentilla vakleria*" (Guinochet, 1938), la seconde espèce étant endémique du Mercantour. Le sol y est peu profond, nettement acide (pH 6 – 6,2).

Association à *Festuca paniculata* et *Helictotrichon parlatorei*

C'est le type silicicole du "*Festucetum spadiceae*", différant du type calcicole à *Centaurea uniflora* par une composition plus pauvre, l'implantation d'espèces du *Varietum*,



Fig.IX-19. Groupement à *Festuca varia* sur une forte pente cristalline d'exposition sud. Massif des Grandes Rousses, Dauphiné, vers 2 100 m (cl. P. Ozenda).

un degré de recouvrement plus faible et un sol plus rocheux. La forme typique a été décrite par Lacoste (1972) dans la vallée de La Tinée ; des observations de Gensac (1967) en Tarentaise et de Negre (1950) dans le Pelvoux étendent son aire beaucoup plus au Nord ; elle existe également dans les Grandes Rousses.

C'est à ce type que se rattacheraient les divers "*Festucetum spadiceae*" observés hors des Alpes occidentales : en Tyrol et Carinthie (*Hypochaeris uniflora-Festucetum paniculatae*, Hartl, 1983), au Montenegro (*Genisto-Festucetum spadiceae*), dans les Abruzzes sur grès (Lüdi), dans le Massif Central (association à *Festuca spadicea* et *Chrysanthemum delarbei*, Braun-Blanquet) et dans les Pyrénées (*Hieracio-Festucetum spadiceae*, Braun-Blanquet), pouvant également évoluer vers une lande à Genévrier nain où d'autres groupements à *Festuca paniculata* avec *Scilla verna*, *Iris* ou *Asphodelus albus* seraient d'après Lacoste voisins de la sous-association calcicole *centaureetosum*.

Enfin, divers intermédiaires ont été décrits (Alpes ligures, Val Grana, Pelvoux) entre ces sous-associations, et entre elles et les groupements à *Festuca varia*.

2 — DEUXIÈME GROUPE : PELOUSES A *NARDUS*

Le Nard (*Nardus stricta*) est une Graminée très répandue, de l'étage montagnard à l'étage alpin, envahissante par ses touffes compactes fortement cramponnées au sol par des rhizomes serrés. Ses feuilles sont raides et piquantes, incrustées de silice et peu ou pas broutées par les animaux, de sorte que ce refus s'accumule, que le Nard continue à s'étendre et que les pelouses qu'il forme caractérisent finalement les lieux surpâturés. Les peuplements de Nard ne représentent pas un groupe phytosociologique homogène ; de nombreuses associations ont été décrites, de composition très différente et qui n'ont en commun que la dominance du Nard.

Dans le complexe supraforestier, les groupements à *Nardus* sont cependant assez homogènes pour avoir été réunis dans une

alliance *Nardion*, dont l'optimum altitudinal se situe dans l'étage subalpin, occupant des sols en faible déclivité longtemps enneigés et acides ; l'optimum de croissance de l'espèce se situe à des pH de 5,5 à 6.

Parmi les associations décrites dans l'étage subalpin ou l'Alpin inférieur figurent :

- le *Curvulo-Nardetum* (Oberdorfer, 1959) des Alpes centrales ;
- le *Nardetum alpigenum* (Braun-Blanquet, 1969) et son faciès *caricetosum sempervirentis* des Grisons ;
- le *Ranunculo-Alopecuretum gerardi*, et sa sous-association plus sèche à *Poa violacea* et *Carex sempervirens* (Guinochet, 1938) des Alpes maritimes. L'écologie de cette dernière association, occupant des terrains peu inclinés en bordure de petites dépressions, ressemble à celle de l'association à *Festuca violacea* mais sur un sol nettement plus acide. Au printemps, elle se signale par la floraison éphémère mais très abondante de *Ranunculus pyrenaicus*.

3 — TROISIÈME GROUPE : PELOUSES A *JUNCUS TRIFIDUS* (*Caricetum curvulae* et *Festucetum halleri*)

Mises à part les situations écologiques correspondant aux deux groupes précédents, le climax de l'étage alpin sur silice correspond aux groupements classiquement réunis dans une alliance du *Caricion curvulae*. Mais comme l'association à *Carex curvula* est spéciale aux Alpes (et à une partie des Pyrénées) et que son importance réelle sur le terrain semble avoir été surestimée, il paraît préférable, pour faciliter les comparaisons ultérieures avec les autres chaînes, de faire référence à *Juncus trifidus* qui est sans doute le dénominateur commun le plus approprié pour désigner cette formation à l'échelle européenne.

Ce type de pelouses occupe les replats et les versants de faible ou moyenne déclivité. Les sols sont peu épais, acides (fig. IX-20), riches en humus, et vont de rankers à des podzols nains suivant l'intensité du lessivage liée à la topographie. La croissance du tapis herbacé est lente, la nécromasse et la phyto-



Fig. IX-20. *Carex curvula* (cl. Eyheralde).

masse souterraine importantes (voir plus haut, fig. IX-9) comme d'ailleurs aussi dans d'autres formations telles que le *Firmetum*.

Le *Caricion curvulae* alpin comprend deux associations très affines, le *Caricetum curvulae* et le *Festucetum halleri*. Elles ont en commun un lot nombreux d'espèces caractéristiques : *Agrostis rupestris*, *Avena versicolor*, *Juncus trifidus*, *Luzula spicata*, *L. lutea*, *Minuartia sedoides*, *Silene exscapa*, *Potentilla aurea*, *Euphrasia minima*, *Veronica bellidioides*, *Pedicularis kernerii*, *Campanula barbata*, *Phyteuma pedemontanum*, *Hieracium glanduliferum*.

Les deux associations ont des compositions très voisines, entre lesquelles les différences sont plus quantitatives que qualitatives. La principale distinction réside dans la

dominance de l'une ou l'autre des deux espèces éponymes, ce qui est à vrai dire l'essentiel. Mais elles présentent par contre des différences dans leur répartition altitudinale et régionale.

Les deux associations se relayent en effet en altitude, le *Caricetum* occupant le sous-étage alpin supérieur, le *Festucetum* le sous-étage inférieur, mais avec une large zone de transition et des formes intermédiaires. La composition floristique s'appauvrit avec l'altitude : *Trifolium alpinum*, *Antennaria dioica* par exemple disparaissent.

Dans les stations très ventées s'observe un *Curvuletum cetrarietosum* à Lichens (*Cetraria crispa*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca*), vicariant d'altitude du *Loiseleurietum*.

Des races régionales s'observent également : *Senecio carniolicus* et *Oreochloa disticha* sont remplacés dans les Alpes sud-occidentales par *Senecio incanus* et *Oreochloa pedemontana*.

Mais de plus les deux associations semblent se remplacer progressivement du nord vers le sud. Si le *Caricetum* domine largement dans les Alpes orientales et centrales, au point d'avoir été longtemps considéré comme le climax unique de l'étage alpin, il se raréfie déjà dans les Alpes nord-occidentales, où encore bien représenté en Vanoise, il se fait discret dans le Pelvoux ; et dans le Mercantour, Guinochet n'a pu, malgré une exploration minutieuse de la Haute-Tinée, n'en réunir que quelques relevés. Une cartographie détaillée de l'étage alpin montrerait certainement que même dans les Alpes centrales la dominance du *Curvuletum* a été surestimée : sur la carte à grande échelle des environs du Col du Splügen par Giacomini, Pirola et Wikus il n'occupe que des surfaces négligeables alors que le *Festucetum halleri* est beaucoup mieux représenté, le *Nardetum* encore davantage, et les groupements pionniers sur plus de la moitié de la surface.

Il est possible que cet effacement progressif du *Curvuletum* vers le sud soit dû simplement au fait que les massifs y sont moins hauts et les limites d'étage plus élevées que dans les Alpes suisses ou nord-autrichiennes, de sorte que l'espace occupé par l'Alpin supérieur y est relativement réduit. Mais il n'est pas exclu que l'importance plus grande du *Festucetum halleri* dans les Alpes du Sud s'inscrive dans le cadre général de l'augmentation des formations à *Festuca*, sensible également pour les pelouses à *Festuca paniculata* ou à *F. varia*, et qui fait que l'Alpin des Pyrénées est le domaine presque exclusif des formations à Fétuques, lesquelles manquent au contraire totalement dans l'Alpin scandinave.

On a décrit des termes de passage du *Caricion curvulae* vers les pelouses calcicoles :

- un *Curvuletum elynetosum* ; mais le *Carex* semble être ici le plus souvent *Carex curvula* ssp. *rosae*, qui n'a été distingué que tardivement du *Carex curvula* typique ;
- une sous-association du *Festucetum halleri* à *Carex sempervirens*, que nous avons transférée plus haut dans les pelouses calcicoles pour les raisons expliquées précédemment qui nous font donner la préférence à un classement écologique.

H — Les groupements semi-naturels

L'influence de l'homme et surtout celle des troupeaux a entraîné des modifications des groupements prairiaux des étages alpin et subalpin pouvant aller jusqu'à une rudéralisation accentuée.

Le cas le mieux connu est celui de la végétation nitrophile des reposoirs de troupeaux (Läger) et des alentours de bergeries. Le *Chenopodietum subalpinum* est un groupement de haute taille, véritable mégaphorbiaie, pouvant dépasser un mètre ; s'il a été nommé d'après l'espèce ubiquiste *Chenopodium bonus-henricus*, la caractéristique en est cependant *Rumex alpinus*, accompagné d'un contingent de hautes herbes témoin du refus du bétail : *Aconitum napellus*, *Geranium phaeum*,

Urtica dioica, *Cirsium spinosissimum* ; *Phleum alpinum* est un élément pastoral plus intéressant. La fumure du terrain par les animaux et la migration de ceux-ci favorisent la croissance et la dissémination de ces nitrophiles.

Mais d'une manière plus générale, tous les intermédiaires existent entre les prairies naturelles et la végétation rudérale. L'effet du pâturage se manifeste par des modifications quantitatives, puis par un tri des espèces, pour aboutir souvent à des prairies dégradées à *Nardus*. Il n'est pas possible de détailler ici ces transformations et ces groupements intermédiaires, pour lesquels on pourra se reporter à Favarger, Wagner (1965), Berset (1969) et Bischof (1980).

X

Les relations des Alpes avec les chaînes calcaires périphériques : Jura — Apennin — Dinarides

Une étude comparative détaillée de la distribution altitudinale des groupements végétaux climaciques dans les Préalpes et les trois grandes chaînes à prédominance calcaire qui les entourent fait apparaître que les Préalpes nord-occidentales et l'ouest du Jura peuvent être considérés comme formant un même secteur phytogéographique, et que des affinités étroites existent aussi entre les Alpes ligures et l'Apennin septentrional et central d'une part, entre les Alpes juliennes et les Dinarides d'autre part.

*Qui plus est, les relations entre toutes ces chaînes conduisent à la notion d'un modèle unique, dont l'étage montagnard est d'une remarquable uniformité et qui se sépare en deux sous-types si l'on fait intervenir la répartition des climax collinéens (*Carpinus* et *Ostrya*) et subalpins (*Pinus uncinata* et *Pinus mugo*). Du parallélisme entre Apennin et Dinarides et de leurs relations avec les Préalpes du sud peut se dégager le concept d'un ensemble montagnard péri-adriatique qui serait à l'origine de tout le complexe considéré ici.*

A — Préalpes du nord et Jura

1 — LE SECTEUR OCCIDENTAL

On doit à Bartoli (1962) le premier travail phytosociologique précis sur un massif préalpin occidental, décrivant en Chartreuse six associations forestières de l'étage monta-

gnard et une de l'étage subalpin (cf. chap. VII, C1). Peu après, une carte détaillée au 1/50.000 de la végétation du même massif était établie (Clerc, 1964 — Ozenda et al., 1964 — L. Richard, 1971), suivie de celle du Vercors (Faure, 1968) et d'une revue d'ensemble

sur les Préalpes nord-occidentales (L. Richard, 1970), puis récemment de la synthèse de la végétation des Alpes françaises du nord par L. Richard et G. Pautou (1983). La comparaison avec des travaux jurassiens antérieurs (Luquet et Aubert, 1930 — Quantin, 1935 — Pottier-Alapetite, 1949) et avec ceux plus récents de J.L. Richard (1961, 1962, 1965, 1966, 1968 et 1972), de Beguin (1970), de Gehu et al. (1972), ont conduit à établir un parallélisme qu'illustre le tableau de la figure X-1 et à préciser la notion d'un secteur phytogéographique unique (dit delphino-jurassien, Ozenda, 1966) (fig. X-2).

Les différences entre Préalpes et Jura sont, à l'intérieur de ce secteur, relativement accessoires et tiennent :

— d'une part à la disposition en bandes assez régulières (colonne 3 de la figure X-1)

des étages dans le Jura, disposition elle-même liée à une topographie plus simple de cette chaîne ;

— d'autre part au moindre développement de l'étage subalpin du Jura, tant en altitude et en surface couverte qu'en richesse floristique et biocénotique (Beguin) ; il faut toutefois rappeler que les principaux reliefs du Jura, porteurs de Subalpin, sont précisément situés dans sa partie sud-ouest, et souligner que la végétation de cet étage (situé au-dessus de 1.500 m. environ dans les Préalpes et de 1.400 m. dans le Jura) est malgré tout très semblable dans les deux chaînes puisque l'on y retrouve une mosaïque formée par la forêt d'Épicéa subalpine sur sol profond et l'association à Pin à crochets sur lithosols, ainsi que des Mégaphorbiaies à Adénostyle dans les fissures karstiques et les mêmes pelouses à *Carex sempervirens* et *Sesleria varia* sur les pentes en adret.

PREALPES NORD-OCCIDENTALES (L. Richard, 1966)	JURA SUISSE OCCIDENTAL (J. L. Richard, 1961 et 1965)	LOCALISATION DANS LE JURA OCCIDENTAL
COLLINEEN HYGROPHILE Série de <i>Alnus glutinosa</i> (2) Série alluviale de <i>Quercus robur</i> (4)	<i>Pruno-Fraxinetum</i> (2) <i>Quercus-Carpinetum</i> p.p. (1)	Plaines de l'Avant-Pays
COLLINEEN SUBXEROPHILE Série de <i>Quercus pubescens</i> (5)	<i>Coronillo-Quercetum</i> (5) <i>Buxo-Quercetum</i> ; <i>Quercus-Lithospermetum</i>	Rebord du Premier Plateau
COLLINEEN MESOPHILE Série de <i>Carpinus betulus</i> (9) Faciès à <i>Fraxinus</i> et <i>Ulmus</i> Faciès à <i>Fagus</i> (submontagnard) Série acidophile de <i>Quercus petraea</i> Série acidophile de <i>Fagus</i> (submont.)	<i>Quercus-Carpinetum</i> p.p. (1) <i>Aceri-Fraxinetum</i> (3) <i>Tilio-Fagetum</i> (16) <i>Lathyro-Quercetum</i> (6) <i>Melanpyro-Fagetum</i> (8) <i>Luzulo-Fagetum</i> (9)	Premier gradin du Premier Plateau
MONTAGNARD Série thermophile de <i>Fagus</i> (6) Faciès à <i>Pinus silvestris</i> (6 a)	<i>Carici-Fagetum</i> (11) et <i>Seslerio-Fagetum</i> (15) <i>Daphno-Pinetum</i> (25) (= <i>Coronillo-Pinetum</i>)	Deuxième gradin du Premier Plateau
Série de la Hêtraie-Sapinière (10) Niveau inférieur à <i>Fagus</i> Niveau moyen à <i>Fagus</i> et <i>Abies</i> Niveau supérieur à <i>Fagus</i> et <i>Picea</i> Faciès à <i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Fagetum silvaticae</i> (12) <i>Millo-Fagetum</i> (10) ; <i>Ableti-Fag.</i> (13) ; <i>Equiseto-Abletium</i> (20) <i>Asplenio-Piceetum</i> p.p. (22) <i>Aceri-Fagetum</i> (14)	Rebord du Deuxième Plateau Deuxième Plateau
SUBALPIN Série subalpine de <i>Picea abies</i> (13) Série de <i>Pinus uncinata</i> (14)	<i>Sphagno-Piceetum</i> (21) <i>Asplenio-Piceetum</i> p.p. (22), <i>Tofieldio-Pic.</i> (24) <i>Lycopodio-Pinetum</i> (23) (= <i>Lycop. -Mugetum</i>)	Haute chaîne

Fig.X-1. Correspondance entre les biocénoses forestières du Jura et des Préalpes occidentales. Les numéros sont ceux que portent les biocénoses dans les mémoires de L. Richard et de J.L. Richard respectivement.

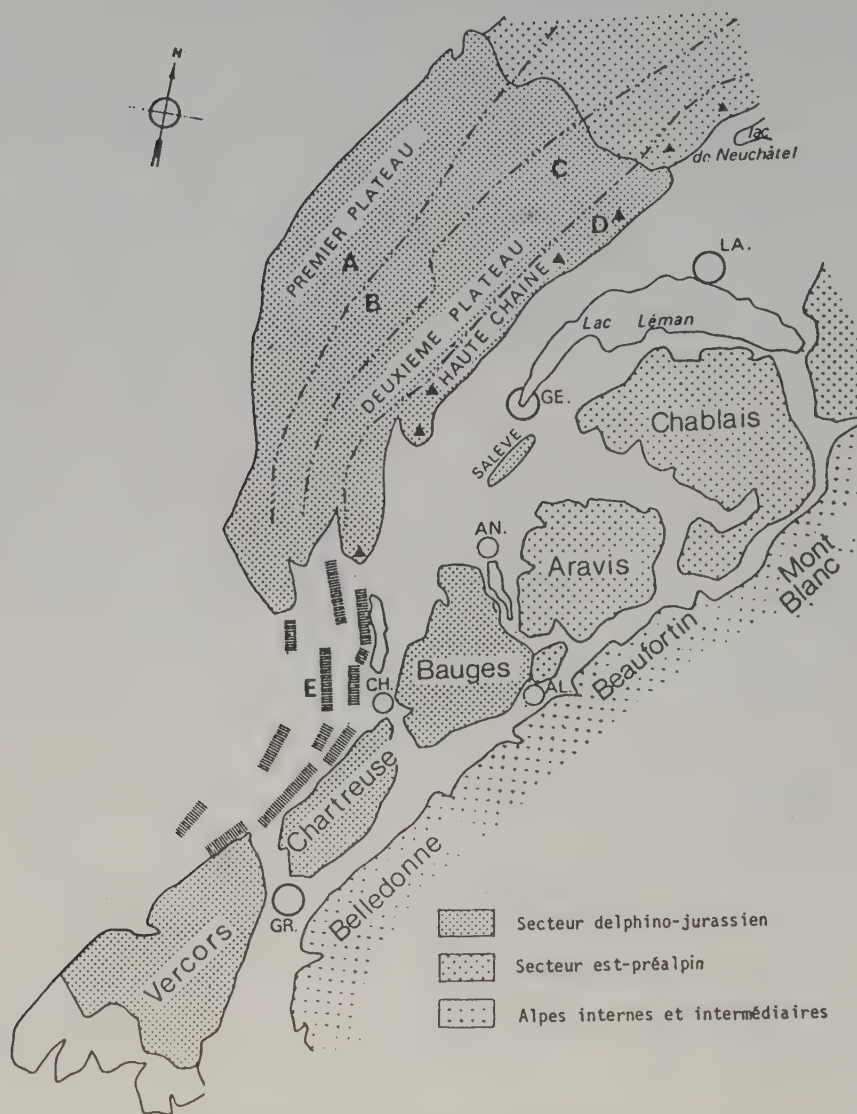


Fig.X-2. Relations phytogéographiques des Préalpes et du Jura occidental. -A à E, différentes parties du Jura occidental: A et B, premier et deuxième gradins du premier plateau; C, deuxième plateau; D, haute chaîne (les triangles indiquent les sommets dépassant 1 500 m); E, chaînons de liaison entre le Jura méridional, la Chartreuse et le Vercors. Le Sud du massif du Vercors appartient déjà aux Préalpes sud-occidentales. Les massifs de Belledonne, Beaufortin et Mont-Blanc sont formés de cristallin, mais Belledonne possède, sur son rebord septentrional, une importante couverture sédimentaire liasique qui n'a pas été figurée ici. Les principales villes (Lausanne, Genève, Annecy, Chambéry, Albertville, Grenoble) sont désignées par leurs deux premières lettres.

Cette similitude entre les deux chaînes est encore renforcée par l'existence de chaînons qui, prolongeant les derniers plis du Jura vers le Sud (montagnes du Chat et de l'Épine en particulier, bordant à l'Ouest

le Lac du Bourget) vont s'accoler à la bordure occidentale de la Chartreuse (fig. X-2), assurant ainsi la continuité des formations collinéennes et montagnardes dans tout le secteur delphino-jurassien.

2 — LES SECTEURS ORIENTAUX

A l'Est du secteur delphino-jurassien, la nature de la végétation se modifie quelque peu, mais les étages classiques restent parfaitement reconnaissables et leurs homologues avec ceux des parties occidentales demeurent claires. Certes, Jura oriental et Préalpes orientales ne sont pas en continuité, mais les conditions de milieu naturel y sont, à une faible différence de latitude près, sensiblement identiques : ainsi toutes les associations forestières décrites par J.L. Richard (1965) dans le Jura neuchâtelois se retrouvent dans les Préalpes. L'étage montagnard du Jura oriental prolonge presque sans modification celui du secteur delphino-jurassien, avec la trilogie altitudinale *Cephalanthero-Fagion*, *Abieti-Fagion* et *Aceri-Fagion*, mais avec un développement cependant plus grand des formations acidophiles (J.L. Richard, 1961). Des modifications plus importantes interviennent au niveau de l'étage collinéen, où les Chênaies pubescentes sont relativement rares, leurs faciès thermophiles (et notamment la Chênaie à Buis) pratiquement absents, tandis que les Chênaies à Charme et les formations associées à Tilleul et autres feuillus (Ceinture de la forêt mixte de Chêne, de Tilleul et d'Érable de Schmid) deviennent la règle. L'étage subalpin fait pratiquement défaut, faute d'une altitude suffisante, dans le Jura suisse ; mais dans les Préalpes suisses, il se poursuit avec des caractères analogues à ceux du secteur occidental et ce n'est que

plus à l'Est qu'apparaît progressivement (cf. fig. IV-10) la série du Pin mugo que nous retrouverons comme caractéristique de tous les secteurs décrits ci-après en B et C.

Nous ajouterons deux remarques :

a) La limite entre le secteur delphino-jurassien et le secteur oriental peut être tracée avec une certaine précision à travers les Préalpes de Savoie et de Haute-Savoie : elle paraît, en l'état actuel des connaissances, traverser l'Est du Massif des Bauges sensiblement suivant une ligne Albertville-Annecy, puis contourner par l'Ouest le Massif du Chablais. Dans ce dernier, les formations à Buis classiquement citées n'appartiendraient pas à un véritable *Querceto-Buxetum*, mais simplement à un faciès plus sec de la Chênaie sessile (Durin, 1962). Au Nord du Lac Léman, à travers le Jura, la limite des deux secteurs nous paraît pour le moment moins claire.

b) Il faut rapprocher du secteur delphino-jurassien les reliefs de la Côte d'Or, formant au Nord de Dijon un petit chaînon dans lequel le Collinéen a tous les caractères du Jura occidental et qui, dépassant 600 m., comporte des Hêtraies submontagnardes. D'un autre côté, les Juras de Souabe et de Franconie ont certainement des rapports phytogéographiques étroits avec le Jura oriental proprement dit (cf. Müller et Oberdorfer, 1974), mais à défaut d'expérience personnelle de ces deux régions nous les laisserons ici de côté.

B — Préalpes du sud et Apennin

Nous avons vu plus haut (chap. III) comment les interprétations phytogéographiques des Alpes sud-orientales s'étaient progressivement affinées, et en particulier comment Oberdorfer (1964) avait distingué dans les Préalpes sud-orientales :

a) un secteur insubrien s. str. à l'Ouest

du Lac de Lugano et jusqu'aux environs de Biella, dans lequel le climax est formé d'associations dépendant du *Carpinion* et du *Quercion roboris*, affines de la végétation médio-européenne du versant Nord des Alpes, avec introduction massive de plantes cultivées de type laurifolié dans les parties riveraines des lacs ;

b) un secteur gardésan, qu'occupe au contraire, sur sol calcaire prédominant, un complexe d'affinités sub-méditerranéennes tant dans sa végétation naturelle que dans les cultures.

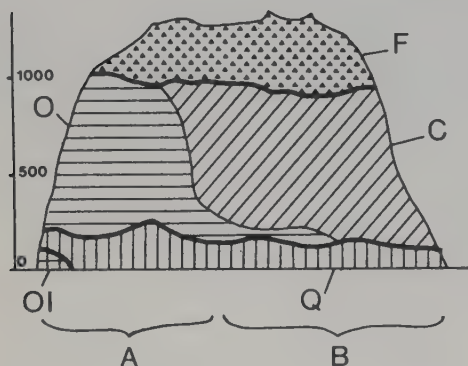


Fig. X-3. Etagement des climax forestiers potentiels dans l'Apennin du Nord (d'après Oberdorfer). Etage méditerranéen: Ol, Oleo-Ceratonion, Q, Quercion ilicis.- Etage collinéen: O, Orno-Ostryon, C, Carpinion - Etage montagnard: F, Fagion- A, sols calcaires prédominants; B, sols pauvres en calcaire prédominants (argiles et limons).

Étudiant par la suite l'Apennin ligure qui présente une intrication compliquée de terrains calcaires et siliceux, Oberdorfer a également montré (1967) que l'on y retrouve dans les étages collinéen et montagnard la mosaïque des deux complexes précédents, avec leurs associations reconnaissables, l'exposition jouant en outre un rôle dans leur répartition (fig. X-3). Barbero, Bono et Ferrarini (1970, 1973) ont abouti aux mêmes conclusions, qu'ils ont pu étendre d'ailleurs à l'étage subalpin dans les Alpes apuanes. D'après les travaux de ces trois auteurs, on peut dresser le tableau suivant de la figure X-4 (qui ne comprend pas l'étage subalpin, dont il sera question plus loin à propos de l'Apennin central).

D'autres traits alpins se retrouvent dans la végétation de l'Apennin septentrional. Rappelons l'existence de la très belle Sapinière du massif de l'Abetone (fig. X-5), celle de peuplements relictuels mais assez importants de *Picea* et de *Vaccinium myrtillus* dans le même massif, de *Pinus mughus* et de *Rhododendron ferrugineum* au Monte Cimone, de *Alnus incana* ça et là (Bertolani-Marchetti, 1962). Deux cartes de la végétation

ETAGES et altitudes approximatives	TYPE MEDITERRANEEN	TYPE MEDIOEUROPEEN
	Roches carbonatées, ou exposition Sud	Roches siliceuses, ou exposition Nord
1 600	Hêtraie thermophile d'altitude	Aceri-Fagetum
MONTAGNARD	Hêtraie neutrophile (Cardamino heptaphyllae-Fagetum)	Hêtraie acidophile (Luzulo pedemontanae-Fagetum)
	Hêtraie thermophile (Carici-Fagetum)	
900		
SUPRAMEDIT.	Chênaie à <i>Quercus cerris</i>	Chênaie acidophile (Physospermo-Quercetum),
	Orno-Ostryetum	Salvio-Fraxinetum et divers groupements du Carpinion
200		
MESOMEDIT.	Orno-Quercetum ilicis	Quercetum "mediterraneo-montanum"

Fig. X-4. Tableau comparatif des principaux groupements climaciques dans l'Apennin septentrional et central (étage subalpin non compris). Explications dans le texte.

au 1/50.000, des Alpes apuanes et de l'Apennin tosc-émilien, ont été établies par Ferrarini (1972 et 1982).

La végétation de l'Apennin central est relativement bien connue par les travaux de Lüdi (1944), Hoffmann (1974), Marchesoni (1957), Tomaselli (1970 et 1973), Cortini-Pedrotti et al. (1973), entre autres, par une note de synthèse de Pedrotti (1969) et par des cartes de végétation récentes de Aveña et Blasi (1980), Luigi et Tammaro (1980), Francalancia et Orsomando (1981), Balleli et Biondi (1982), Pedrotti (1982). Avec l'éloignement des Alpes et la latitude décroissante, l'influence méditerranéenne est prédominante dans les étages inférieurs. L'étage collinéen devient ici un supraméditerranéen typique, avec des formations rupicoles à Chêne vert ("*Leccete impoverite*") (Pedrotti) et des pénétrations orientales

(*Quercus cerris*, *Carpinus orientalis*). Dans l'étage montagnard cependant, les Hêtraies conservent, malgré une dégradation accentuée de leurs niveaux inférieurs, un caractère septentrional dont témoigne leur composition floristique (*Asperulo-Fagion*, *Dentario-Fagetum* bien reconnaissables) et la présence du Sapin et d'espèces compagnes remarquables comme *Corallorhiza trifida*, *Epipogium aphyllum* (Orsomando, 1972).

Mais c'est dans les étages supérieurs, favorisés par l'altitude plus élevée de cette partie de la chaîne qui permet même l'existence d'un étage alpin, que les caractères septentrionaux se retrouvent avec netteté. Il s'agit en fait d'un complexe supraforestier, dans lequel un niveau subalpin est localement identifiable par des brousses de Pin mugo, comme dans le massif de la Majella, ou par des lambeaux de landes à *Vaccinium myrtillus*,

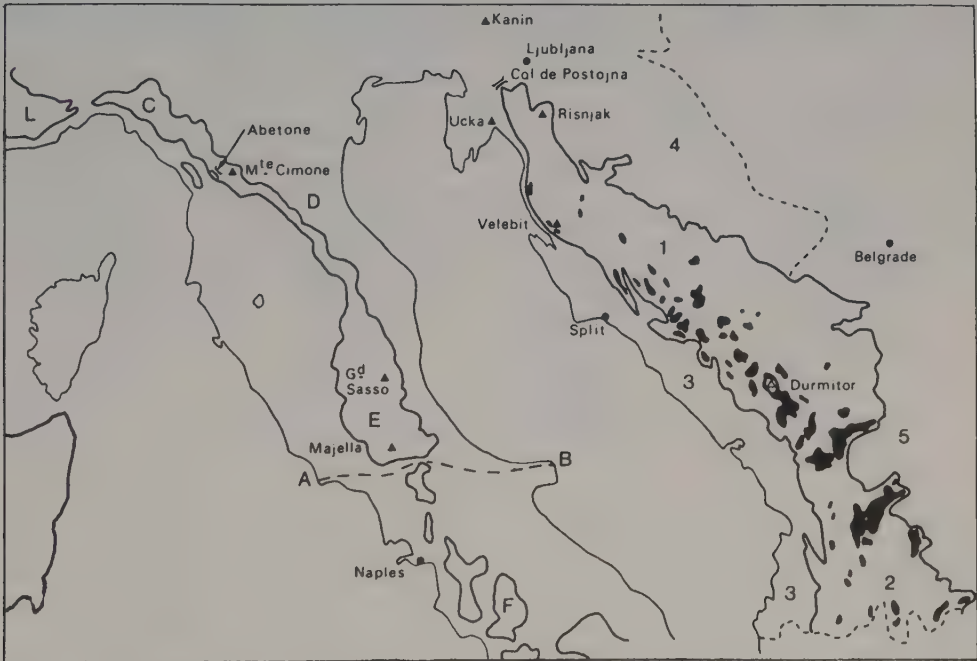


Fig.X-5. Position des principaux massifs de l'Apennin et des Dinarides cités dans le texte. Le contour en trait épais représente dans les deux chaînes la limite approximative du complexe montagnard-subalpin, c'est-à-dire le contour général des Hêtraies.

L, Alpes ligures; A-B, limite biogéographique entre l'Italie centrale et l'Italie du Sud, correspondant notamment à la limite septentrionale de l'Oleo-Ceratonion sur la côte et à celle des Hêtraies méditerranéennes en montagne; C, Apennin ligure; D, Apennin tosc-émilien; E, Abruzzes; F, Apennin du Sud. 1 et 2, étage montagnard des Dinarides, septentrionales et méridionales; l'étage subalpin correspond aux taches noires; 3, Collinéen de type méditerranéen à *Ostrya* et *Carpinus orientalis* (Orno-Ostryetum adriaticum); 4 et 5, Collinéen de type médio-européen, formé de groupements du Carpinion en 4 et de Chênaies subcontinentales en 5. (Pour la partie dinarique, d'après Horvat, Glavac & Ellenberg, simplifié).

mais qui se présente le plus souvent comme une mosaïque de groupements permanents et de pelouses s'appauvrissant avec l'altitude, et dans laquelle on peut reconnaître (comme aussi dans les Alpes apuanes et, sous une forme différente, en Corse) deux ensembles intriqués :

a) des groupements de type médioeuropéen affines de ceux des Alpes du Sud : combes à neige, pelouses à *Festuca violacea* et *Trifolium thalii*, ou à *Juncus trifidus* et *Antennaria dioica*, pâturages siliceux à *Festuca paniculata* ;

b) des groupements de type oroméditerranéen, en partie affines de ceux des Balkans (Lakusik, 1969).

Les deux ensembles sont difficiles à séparer et une même série dynamique peut associer une succession rappelant celle des Alpes à des groupements teintés d'affinités balkaniques :

- éboulis à *Festuca dimorpha* ;
- pelouse écorchée en gradins, à *Sesleria tenuifolia*, var. *apennina* et *Carex kitaibelii* (= *C. laevis*) ;
- pelouse fermée à *Festuca violacea*, *Trifolium thalii* et *Luzula bulgarica* ;
- landines à *Vaccinium myrtillus*.

Ce complexe subalpin-alpin, dont une cartographie détaillée au 1/3.300 a été établie par Bruno et al. pour une partie du massif du Gran Sasso, est bien connu aussi pour ses endémiques, dont beaucoup sont des vicariantes d'espèces alpines (*Leontopodium nivale* est la plus célèbre) et pour ses arctico-alpines (*Salix retusa*, *Saxifraga sedoides* et *S. caesia*, *Carex buxbaumi*) ; mais ici également l'origine géographique double est perceptible, attestée par la présence d'un endémisme de type oroméditerranéen, en partie apennino-balkanique, et portant notamment sur des Campanulacées (*Hedraeanthus graminifolius*).

Avec l'Apennin méridional, la coupure est brutale, tant sur le plan floristique que biocénotique. Moggi a bien mis en évidence la discontinuité floristique par une statistique portant sur quatre familles à prédominance d'Orophytes. La rupture biocénotique la plus nette se produit certainement au niveau des Hêtraies, où les associations de type médio-européen sont remplacées par des groupements méridionaux qui en sont assez différents pour que l'on ait proposé de les ranger, sous le nom de *Geranio-Fagion*, dans une alliance distincte. Nous sommes là dans les montagnes méditerranéennes proprement dites (voir plus loin chapitre XIII, C), dans lesquelles l'étagement ne répond plus du tout au modèle alpin (Ozenda, 1975).

C — Préalpes sud-orientales et Dinarides

Le contact entre Préalpes et Dinarides se situe au centre de la Slovénie, où les deux chaînes encadrent le bassin de Ljubljana et ne sont séparées que par le Col de Postojna (Adelsberg) situé à 1.500 m. d'altitude.

Les Préalpes slovènes sont relativement bien connues ; l'étagement de leur végétation a été exposé plus haut (chapitre IV, B). Il est assez homogène, exception faite cependant d'importantes étendues d'Épicéa et de Pin sylvestre et des formations silicicoles particulières du Massif du Pohor. Il est assez

conforme également à celui de tout le secteur que nous avons nommé gardésan-illyrique et aussi, si ce n'était la présence de l'Ostrya, à celui des Préalpes nord-orientales.

Moins puissantes, tronquées au sommet de l'étage montagnard, les Dinarides slovènes sont néanmoins la réplique parfaite des Préalpes qui leur font face. Des divergences de nomenclature phytosociologique, reflet inévitable des différences régionales dans un pays à la flore aussi riche, ne parviennent pas à masquer la quasi-identité des groupe-

ments de part et d'autre (Sugar, 1970 — Trijnastic, 1970) : mêmes *Ostryaies*, mêmes *Hêtraies* à *Hacquettia*, à Sapin (*Abieti-Fagetum dinaricum*) ou à Sycomore (Zupancic, 1969), mêmes dolines à inversion d'étages tapissées de *Piceetum* à flore froide dans leur fond.

La même structure se poursuit à travers les montagnes croates, jusqu'au Montenegro, où la coupe du Durmitor, massif culminant de la chaîne des Dinarides, est classique depuis les travaux de Horvat (fig. X-6). La similitude avec les Préalpes reste profonde : ainsi le tableau du dynamisme de la végétation à l'étage du Pin mugo, que donne Horvat (1962) montre les groupements typiques

du Subalpin calcicole : *Firmetum*, *Seslerieto-Semperviretum* (fig. X-7). La relative régularité structurale de la chaîne entraîne la disposition des complexes de végétation, correspondant aux étages, en bandes parallèles à la côte (fig. X-5) : un axe de Montagnard à Hêtraie-Sapinière, de plus de 150 km de largeur par endroits, que ponctuent les taches de Subalpin à Mugo et Seslerie des parties les plus élevées ; de part et d'autre, deux étages collinéens sensiblement différents, un *Ostryo-Carpinetum orientalis* sur le versant adriatique, un *Carpinion* de type méditerranéen du côté opposé (alors que ces deux types de Collinéen sont intriqués dans les Préalpes slovènes). Ce n'est qu'aux approches de l'Albanie et en Macédoine (Em, 1970 —

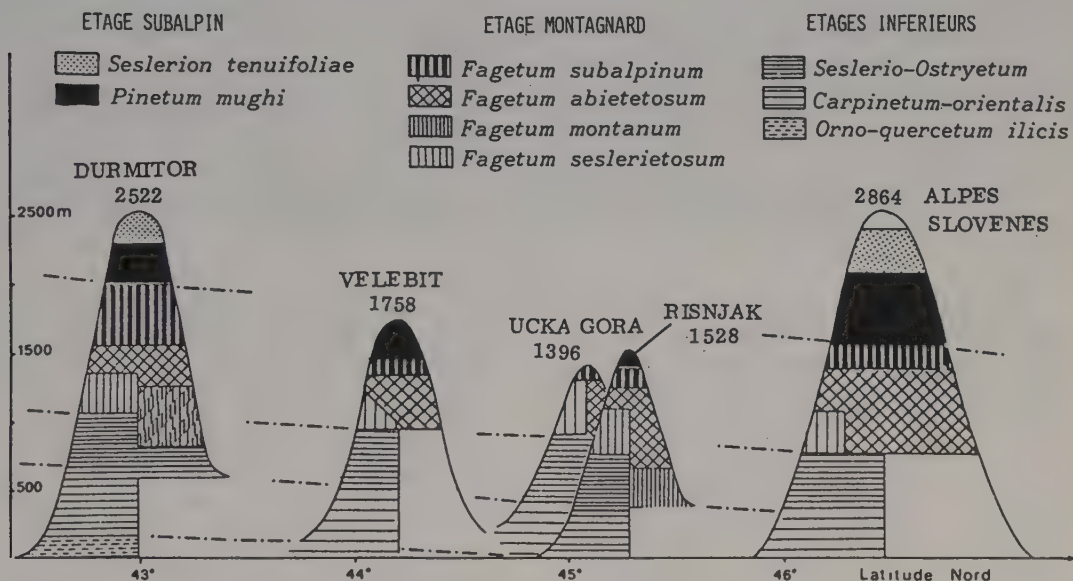


Fig. X-6. Etagement comparé de la végétation dans les Dinarides et les Préalpes sud-orientales. Pour le Durmitor et le Risnjak, on a conservé sans modification les coupes données par Horvat (1962), ainsi que ses notations; la coupe du Velebit a été établie d'après Trijnastic, celle de l'Učka-Gora d'après Sugar, celle des Alpes slovènes d'après différents auteurs et des observations personnelles. Pour ces trois derniers massifs, on a employé les mêmes représentations que Horvat. Les schémas sont présentés du Sud (à gauche) au Nord (à droite) en raison de l'orientation donnée par Horvat à ses figures. Les limites d'étages s'abaissent naturellement du Sud vers le Nord, mais les documents disponibles ne permettent pas d'évaluer exactement le gradient correspondant (rappelons qu'il est en général de 100 m d'altitude environ par degré de latitude). Les groupements des Alpes slovènes et du Nord des Dinarides qui ne pénètrent pas plus au Sud n'ont pas été figurés (*Carpinion*, *Aceri-Fagetum*, *Laricetum*).

Remarques particulières: 1°) L'étage mésoméditerranéen à Orno-Quercetum se lamine en bordure de la mer vers 45°. 2°) Le *Fagetum subalpinum* des auteurs yougoslaves représente pour nous le sommet de l'étage montagnard. 3°) Dans les Alpes slovènes: a) l'étage collinéen en versant Sud comprend à sa base des groupements subxérophiles dont certains sont voisins du *Quercetum pubescentis*; *Carpinus orientalis* en est absent; b) en versant Nord ou sur sol profond, le Collinéen est formé de groupements du *Carpinion*; c) dans le Montagnard moyen en exposition Sud, le Sapin est souvent remplacé par l'*Epicéa*; d) le Montagnard supérieur de ces Alpes slovènes comprend une proportion notable de *Mélèze*.

Fukarek, 1971), que les choses changent : le *Carpinion* cède la place aux Chênaies subcontinentales caractéristiques de l'Europe du Sud-Est, le Hêtre des Balkans (*Fagus moesiaca*) se substitue progressivement au

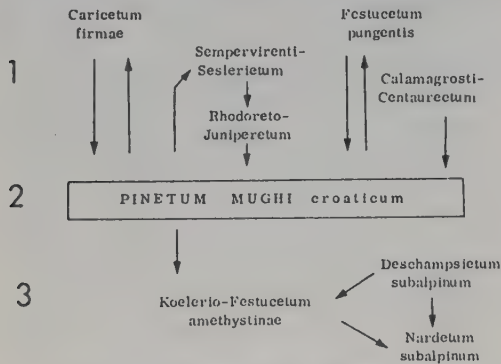


Fig.X-7. Dynamisme de l'étage subalpin sur calcaire dans les montagnes de Croatie (d'après Horvat, 1962, simplifié).

Hêtre commun, le Pin mugo est peu à peu remplacé par *Pinus heldreichii* et *P. peuce*. Il faudra pourtant atteindre le territoire grec et la chaîne du Pinde pour voir le schéma fondamental des étages, tel que nous le suivions depuis les Préalpes, s'altérer sensiblement, et aller plus loin encore, au niveau de la Béotie, pour atteindre les véritables montagnes eu-méditerranéennes, symétriques de l'Apennin du Sud par rapport à l'Adriatique.

Ainsi, le "modèle alpin" s'avance dans les Balkans beaucoup plus au Sud que dans l'Apennin, probablement en raison de la morphologie plus massive des montagnes de la péninsule orientale car, avec des sommets pourtant un peu moins élevés, les Dinarides forment un bloc beaucoup plus large et moins morcelé que la Dorsale italienne.

D — A la recherche d'une représentation unitaire

Comme nous venons de le voir, la végétation de chacune des trois chaînes périphériques est en quelque sorte "ancrée" dans un secteur déterminé des Préalpes. Mais nous pouvons aller plus loin en reprenant les analogies que les divers secteurs préalpins présentent entre eux, et qui ont été évoquées notamment à propos de la similitude entre la grille de végétation des Préalpes slovènes et celle des Préalpes de Bavière ou d'Autriche. La figure X-8 illustre ces homologies entre tous les massifs considérés ici ; on pourrait y ajouter l'évidente relation entre les Préalpes orientales et certaines parties des Carpates nord-occidentales.

Le bloc le plus homogène est formé par l'ensemble constitué de la partie de l'Arc alpin allant de la Basse Autriche aux Alpes maritimes, de l'Apennin septentrional et central, et des Dinarides. La grille de l'étagement de végétation y est remarquablement uniforme : les Hêtraies montagnardes, structurées en trois sous-étages constants,

sont encadrées par le Subalpin à Pin mugo et par un Collinéen à *Ostrya* qui pénètre localement jusqu'en Styrie.

Enfin, entre Apennin central et Dinarides, la conformité de l'étagement est si étroite que nous pouvons réunir ces deux chaînes, dans la figure X-8, en une grille unique. Le détail de la comparaison phytosociologique renforcerait sur plus d'un point ces analogies (Lakusic, 1969). Il serait intéressant d'examiner si cette uniformité des chaînes calcaires s'étend aussi à la comparaison de leurs régions siliceuses, qui sont plus limitées : la similitude de l'aire de nombreuses espèces, et en particulier d'espèces arborescentes importantes à préférences silicoles, comme *Quercus cerris* et *Castanea vesca*, permet de le penser (fig. X-9). Ainsi se trouverait davantage encore confirmée notre hypothèse d'un grand ensemble biogéographique péri-adriatique se prolongeant vers le Nord-Ouest jusque dans les Alpes maritimes et vers le Nord-Est au moins jusqu'en Carinthie.

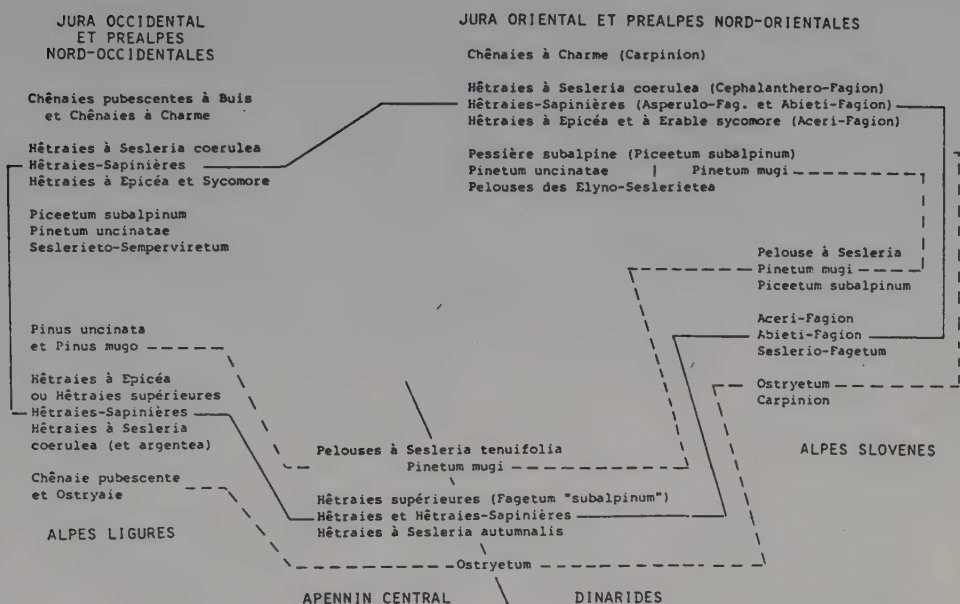


Fig.X-8. Comparaison entre les étagements de végétation de l'ensemble des massifs considérés. Pour chaque massif, les étages et sous-étages de végétation sont énumérés en allant du Collinéen, orienté vers la périphérie de la figure, au Subalpin orienté vers le centre de la figure. Les traits épais qui réunissent entre elles les Hêtraies-Sapinières de l'étage montagnard moyen schématisent l'unité de cet étage dans tout l'ensemble. Les tirets représentent la distribution de *Ostrya carpinifolia* et des *Sesleria* du groupe *argentea* et *autumnalis* dans l'étage collinéen, et celle du *Pinus mugii* dans l'étage subalpin; ils matérialisent la liaison entre l'ensemble des massifs du système péri-adriatique proposé.

Les considérations qui précèdent sont indépendantes de toute hypothèse sur l'origine et sur l'historique de ce complexe biogéographique. En effet, dire que la végétation alpine "se prolonge" dans les chaînes calcaires péri-alpines ne préjuge en rien du sens dans lequel a pu se faire la mise en place des ensembles concernés. Il est même vraisemblable que cette mise en place s'est faite à partir des chaînes périphériques qui auraient servi de refuge pendant les glaciations, donc en direction des Préalpes et non pas à partir d'elles. La richesse beaucoup plus grande de la flore balkanique est précisément un témoin de ce rôle de territoire de refuge. L'appauvrissement relatif, par rapport aux Préalpes, de l'Apennin central serait un phénomène secondaire dû à l'isolement et aux faibles dimensions de ce massif; Pignatti pense d'ailleurs que les Hêtraies de l'Apennin du Sud ne dérivent pas de celles de l'Apennin du Nord et des Préalpes par appauvrissement, mais qu'elles en ont été au contraire le point

de départ lors de la recolonisation post-glaciaire.



Fig.X-9. Limites de *Quercus cerris* (1), *Castanea vesca* (aire de l'espèce à l'état spontané, 2), *Ostrya carpinifolia* (3); en pointillé, les parties communes aux trois aires (d'après Jalas et Suominen, Atlas Florae europaeae). Beaucoup d'autres espèces ont une répartition du même type, correspondant à ce que nous nommons dans le texte "système péri-adriatique".

XI

L'arc hercynien

*Les géographes allemands appellent **Mittelgebirge** ('Montagnes du Centre') un ensemble de massifs siliceux d'altitude moyenne qui forme, au nord des Alpes, un grand arc discontinu allant du Böhmerwald à la Forêt-Noire. Nous étendrons cette notion en prolongeant cet arc vers l'est pour y incorporer la totalité du quadrilatère bohémien et vers l'ouest pour y joindre les Vosges qui sont assez comparables à la Forêt-Noire.*

*Plus loin encore vers le sud-ouest, nettement détaché des massifs précédents, mais présentant avec eux une affinité de structure géologique et, avec les Vosges tout au moins, une parenté phytogéographique certaine, se trouve le **Massif Central français** que nous ferons également entrer dans un arc hercynien sensu lato.*

Nous développerons ici un point de vue suivant lequel l'ensemble ainsi défini peut être regardé, malgré sa discontinuité, comme l'équivalent d'une grande chaîne de 1.500 km de longueur environ, parallèle au bord convexe des Alpes (fig. XI-1).

Cette double extension, celle des Mittelgebirge à la Bohême et aux Vosges, puis celle de l'arc hercynien au Massif Central français, peut paraître *a priori* inhabituelle ; il nous semble cependant que le vaste système ainsi considéré présente une certaine unité :

- tous ces massifs sont essentiellement siliceux ;
- ils sont soumis à un climat subatlantique ;
- ils sont d'altitude modeste, ne

dépassant qu'exceptionnellement 1.500 m., et de ce fait leur végétation n'atteint que localement l'étage subalpin ; en raison de leur forme fréquente de pénéplaine et de la latitude qui, du moins pour les massifs allemands (50° N en moyenne), abaisse beaucoup les limites des étages de végétation, le Montagnard occupe le plus grande partie du terrain, tandis que le Collinéen ne représente qu'une frange étroite (sauf dans le Massif Central français).



Fig.XI-1. L'arc hercynien. Les lignes en trait plein représentent le contour des régions d'altitude supérieure à 500 m. Les tirets séparent les secteurs: I, secteur oriental des hauts Mittelgebirge; II, secteur des Mittelgebirge du Nord; III, secteur occidental. En pointillé, le contour des chaînes jurassienne et alpine.

Des différences importantes d'un massif à l'autre, notamment dans la répartition de l'Épicéa et du Pin sylvestre et dans le caractère plus ou moins atlantique des diverses Hêtraies-Sapinières, permettent de séparer clairement plusieurs secteurs. Ainsi le Rhin est une limite importante, car à l'est du fleuve, dans tous les massifs allemands, l'Épicéa joue un rôle prédominant tandis que sa spontanéité n'est pas évidente dans les Vosges et qu'il fait défaut dans le Massif Central français.

D'autre part les massifs principaux, comme la Forêt Noire, les Vosges et le Massif Central français, sont biogéographiquement dissymétriques dans le sens Est-Ouest (voir fig. XI-4).

De l'arc hercynien il faut évidemment exclure les massifs calcaires péri-alpins : Jura franconien, Albe souabe, Jura franco-suisse, monts de Bourgogne, qui sont au contraire à rapprocher des Préalpes et ont été étudiés dans le chapitre précédent.

A — Les Mittelgebirge (des Sudètes à la Forêt Noire)

1 — LE MODÈLE GÉNÉRAL DES ÉTAGES DE VÉGÉTATION

Comme dans l'étude des Alpes et pour les mêmes raisons (cf. chapitre III) la végétation

forestière sera utilisée comme première approche (fig. XI-2).

La documentation de base concernant les groupements forestiers des Mittelgebirge se

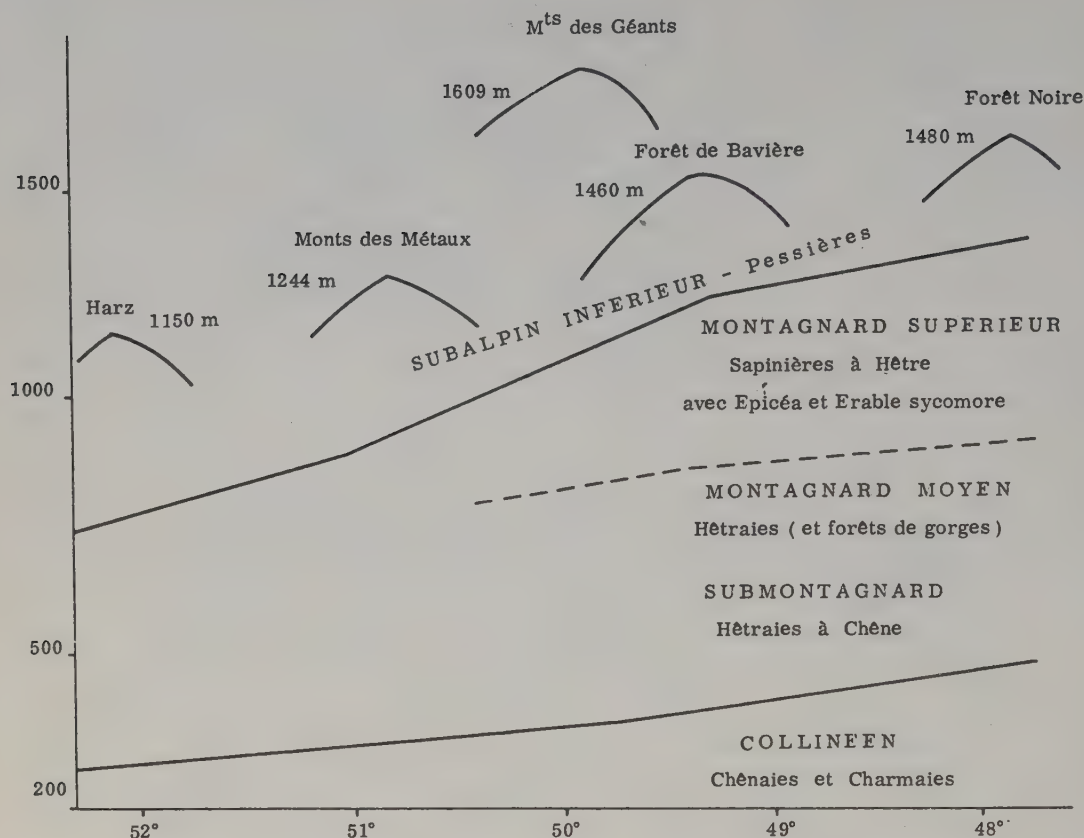


Fig.XI-2. Schéma général de l'étagement de la végétation dans les Mittelgebirge.

trouve essentiellement réunie dans les travaux de Hartmann (1974) et de ses collaborateurs (Hartmann et Jahn, 1967 — Hartmann et Schnelle, 1970). Une étude plus détaillée des associations végétales du Bayerischer Wald a été publiée par Petermann et Seibert en 1979. La végétation des versants internes du Massif bohémien est décrite par Mikyska et al. (1968), et figurée au 1/200.000 dans la carte de la végétation de la République Tchéque.

a) L'étage collinéen

Nous laisserons de côté l'étude détaillée de cet étage, car en raison de la latitude septentrionale des massifs il est laminé par la descente de l'étage montagnard et ne forme qu'une marge ; même dans l'avant-pays, par exemple à l'intérieur du quadrilatère

bohémien, la végétation collinéenne vire aux Hêtraies submontagnardes dès que les reliefs locaux élèvent le terrain à 400 mètres.

Le complexe des Chênaies à Charme du *Carpinion* est nettement dominant, mais les Chênaies acidiphiles sont également bien représentées. Exceptionnellement, sur affleurements calcaires, s'observent des Chênaies thermophiles extrazonales, dans lesquelles le Chêne pubescent est toutefois rare.

On trouvera une description des groupements de cet étage dans les deux ouvrages déjà cités de Mikyska et de Hartmann, notamment dans ce dernier pour le *Carpinion*. Tous ces groupements s'apparentent parfaitement à ceux de l'étage collinéen des Alpes et de leur avant-pays, à l'exception de pinèdes

xérophiles continentales (*Dicrano-Pinion*) dont certains s'élèvent à 600 m. d'altitude, et s'observent dans les contreforts bohémiens (mais qui atteignent à peine, dans les Alpes, le pied des Préalpes nord-orientales).

b) L'étage montagnard

Les Mittelgebirge reçoivent des précipitations suffisantes pour que leur étage montagnard appartienne presque partout (sauf situations régionales particulières, comme le versant est de la Forêt-Noire) à ce que nous avons nommé dans l'étude des Alpes le **complexe des Hêtraies**, caractérisant la quasi-totalité du montagnard des Alpes externes (chapitre VII). La parenté de l'étage montagnard des deux arcs, hercynien et alpin, est évidente, à cette différence près que le premier est à prédominance siliceuse et le second à prédominance calcaire, c'est-à-dire que l'importance relative des associations appartenant aux différentes alliances n'est pas la même dans les deux cas. Mais cette différence est surtout quantitative ; les groupements d'écologie analogue se retrouvent dans les deux arcs et y ont sensiblement la même composition. Il n'est d'ailleurs pas surprenant que les associations forestières de moyenne montagne des Mittelgebirge s'intègrent parfaitement dans les alliances classiques du *Fagion*, puisque ces associations et ces alliances ont été précisément définies en partie dans ces massifs.

1) Les **Hêtraies calcicoles** sont exceptionnelles et n'existent guère que dans le niveau submontagnard. Elles ont été observées en Bavière, jusqu'à 750 m., sur des calcaires cristallins des contreforts du Bayerischer Wald, où elles se maintiennent grâce à la lente altération de la roche-mère tandis que sur les autres types d'affleurements calcaires le lessivage détermine une décarbonatation du sol. *Dentaria enneaphyllos* est une bonne caractéristique.

2) Les **Hêtraies silicicoles** et les **Hêtraies eutrophes** occupent la presque totalité de l'étage. De nombreux types en ont été décrits, mais représentent en grande partie des races régionales. On peut y distinguer trois niveaux : Submontagnard, contenant des infiltrations

de *Quercus robur* et *Quercus petraea* ; Montagnard moyen, avec ou sans Sapin ; Montagnard supérieur, souvent sous forme d'une Hêtraie-Sapinière riche en Épicéa, comme dans les Préalpes. Pour une description détaillée, on se reportera à Hartmann (1974) et à Petermann et Seibert (1979).

3) L'influence anthropique est forte partout. La sylviculture de l'Épicéa est essentielle et de nombreux reboisements en cette espèce, ainsi qu'en Pin sylvestre dans les niveaux inférieurs ou dans les terrains les plus pauvres, tendent à uniformiser le manteau forestier. La dégradation de celui-ci donne des landes à *Calluna* et des prairies à *Nardus*. Le pâturage (fig. XI-3) prédomine sur les cultures, celles-ci faites de seigle, d'avoine et de pomme de terre.

4) Ce complexe montagnard héberge, comme celui des Préalpes, diverses **végétations satellites** : des forêts de gorge (*Aceri-Fraxinion*) à *Actaea* et *Lunaria*, des groupements riverains, des forêts de Pin sylvestre et de Bouleau sur sols oligotrophes. Les tourbières sont répandues et intéressantes, notamment par la survivance de reliques glaciaires arctico-alpines comme *Ledum palustre*, *Salix lapponum*, *Betula nana* et *B. humilis*.

c) L'étage subalpin

Il n'est bien développé que dans le Massif bohémien, beaucoup moins dans le Schwarzwald (Forêt-Noire), et manque dans les autres massifs.

On peut y distinguer trois groupes de formations :

1) Une série subalpine de l'Épicéa, que l'on peut assimiler à un étage subalpin inférieur (généralement désigné comme "hochmontane" par les auteurs). La température moyenne annuelle y est de l'ordre de 3 à 5°C, les précipitations comprises entre 1.100 et 1.800 mm avec 120 à 200 jours de neige par an. Comme dans la formation homologue des Alpes, les arbres y ont un port colonnaire et un faible degré de recouvrement. La strate arborescente est peu développée (*Sorbus aucuparia* et *Vaccinium myrtillus*) et la strate herbacée encore plus pauvre (*Streptopus*,

Trientalis). Différentes associations ont été décrites suivant les massifs : *Athyrio alpestris-Piceetum* (Hartmann) *Piceetum hercynicum* appauvri dans l'Erzgebirge. L'association la mieux connue est le *Soldanello-Piceetum barbilophozietum* décrit du Bayerischer Wald, entre 1.150 et 1.450 m., sur sols bruns épais plus ou moins podzolisés (Petermann et Seibert).

Cette forêt subalpine d'Épicéa alterne avec des prairies d'altitude à *Calamagrostis*

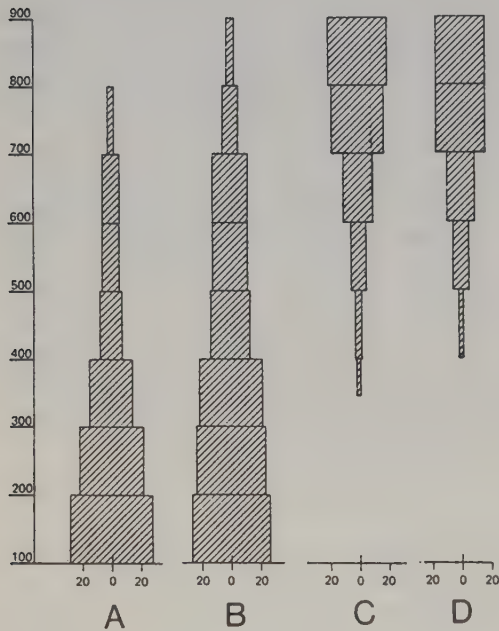


Fig. X-3. Etagement altitudinal des groupements prairiaux dans les Mittelgebirge de Hesse (d'après Speidel, 1976, in Bohn 1981, modifié). Passage progressif des groupements à *Arrhenatherum elatius* aux groupements à *Trisetum flavescens*, la limite entre Submontagnard et Montagnard pouvant être située vers 500 m. D'après 845 relevés des massifs Rhön, Vogelsberg, Westerwald, Meissner et Odenwald, ont été déterminés les pourcentages (ici en abscisse) des espèces des groupes suivants : A, caractéristiques de l'*Arrhenatherion* : *Arrhenatherum elatius*, *Crepis biennis*, *Galium album*, *Campanula patula*. B, Caractéristiques des prairies grasses des *Arrhenatheretalia* : *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Tragopogon pratensis*. C et D, Différentielles appartenant à deux groupes écologiques de prairies fraîches montagnardes : C : *Geranium sylvaticum*, *Crepis mollis*, *Poa chaixii*, *Lathyrus montanus*; D : *Nardus stricta*, *Calluna vulgaris*, *Antennaria dioica*, *Polygala vulgaris*.

villosa, et un groupement intermédiaire, le *Calamagrostidi-Piceetum*, a été décrit.

2) Groupements supraforestiers et Mugetum

Au-dessus de 1.300 m., la formation à Épicéa disparaît et on peut définir un étage subalpin supérieur occupé par des groupements prairiaux, des landes et, localement, par la brousse de Pin mugo.

Les prairies sont essentiellement des pelouses à *Calamagrostis villosa* et *C. arundinacea*, sur sols profonds, humifères, partiellement podzolisés, à longue durée d'enneigement ; présence de *Sorbus sudetica* (*Sorbo-Calamagrostidetum*) ; parmi les autres groupements herbacés figurent des pelouses à *Nardus*, en partie anthropiques, des mégaphorbiaies à *Anenostyles*, des tourbières à *Rubus chamaemorus*. La brousse de *Mugo* existe surtout dans le massif bohémien, où elle est analogue à celle des Carpates (*Pinetum mugii carpaticum*).

3) Traces d'étage alpin

Des groupements affines de ceux de l'étage alpin des Alpes ont été observés dans des situations topographiques particulières : combes à neige à *Salix herbacea* et fragments d'associations à *Festuca versicolor*, parfois avec des sols polygonaux ; crêtes à couverture nivale faible, portant des sols squelettiques exposés à l'érosion éolienne (associations à *Juncus trifidus*, avec *Agrostis alba* dans le Böhmerwald et *Primula minima* dans les Riesengebirge). On y trouve même des espèces arctico-alpines qui manquent dans les Alpes, comme le lichen *Nephroma arcticum*.

2 — LA FORÊT NOIRE (SCHWARZWALD)

Bien que le tapis végétal de ce massif soit conforme au schéma général qui vient d'être exposé, la Forêt Noire mérite ici une étude particulière parce qu'elle a été très étudiée, que récemment sa végétation a été exposée dans des travaux synthétiques d'Oberdorfer (1971, 1979 et 1982) et a fait

l'objet d'une représentation cartographique d'ensemble dans la carte de la végétation de Bade-Wurtemberg de Müller et Oberdorfer (1968).

Le massif de la Forêt Noire est, comme celui des Vosges, nettement dissymétrique avec un versant occidental humide portant une végétation de caractère océanique et un versant oriental beaucoup moins arrosé, à végétation de type médio-européen (fig. XI-4). Toute cette végétation appartient essentiellement à l'étage montagnard, avec une frange collinéenne à la base du versant occidental, et des traces d'un étage subalpin sur les sommets.

a) Le versant occidental

Il est bordé de collines dont certaines sont séparées du massif et situées dans les plaines badoises, comme le Kaiserstuhl qui atteint 557 m. mais se trouve, comme l'ensemble de la plaine rhénane dans cette région, peu arrosé : 700 mm. La végétation de ces collines, qui sont en grande partie calcaires, se partage entre des Chênaies, des Charmaies, des Hêtraies thermophiles et des pelouses sèches à *Bromus*. De nombreuses espèces de flore chaude se sont propagées le long de ce front collinéen et la culture de la vigne est répandue.

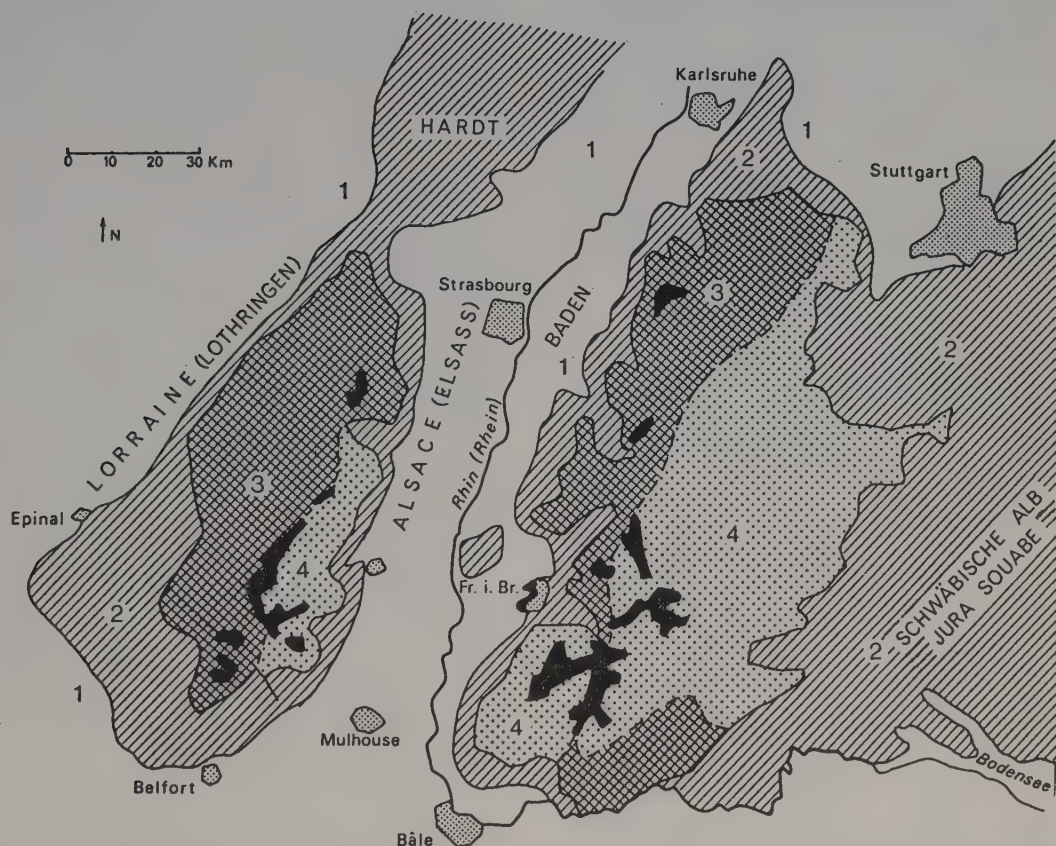


Fig.XI-4. Répartition des étages de végétation dans les Vosges et la Forêt Noire.- 1, étage planitiaire, ou collinéen inférieur, sur les alluvions de la plaine du Rhin (forêts riveraines et cultures) et les premières pentes (Chêne pubescent et vignobles); 2, étage collinéen acidophile (à Chêne sessile et à Charme) et Hêtraie submontagnarde, que l'échelle ne permet pas de séparer ici; 3, étage montagnard moyen et supérieur du versant occidental des deux massifs, occupé par la Hêtraie-Sapinière; 4, étage montagnard moyen et supérieur des versants orientaux, à Sapin prédominant, localement avec Pin sylvestre; 5, en noir, étage subalpin. La dissymétrie entre 3 et 4 est d'origine climatique, le versant occidental étant beaucoup plus arrosé: ainsi au pied des Vosges, Epinal sur le versant lorrain reçoit environ 1 000 mm d'eau, et Colmar sur le versant alsacien seulement 550 mm par an.

Le versant occidental du massif proprement dit peut être partagé en trois étages, Submontagnard, Montagnard moyen et Montagnard supérieur.

Le Submontagnard s'élève jusqu'à 600 m. environ et rappelle le Collinéen précédent par la présence de Chênaies, de Charmaies et de Hêtraies thermophiles fortement infiltrées de remontées collinéennes comme *Quercus petraea*.

Le Montagnard moyen s'étend entre 600 et 900 m. environ et il est partagé entre une Hêtraie-Sapinière acidophile à *Luzule* dans les parties relativement sèches et une Hêtraie-Sapinière à *Festuca altissima* dans les parties plus fraîches. L'Épicéa est aujourd'hui planté abondamment, mais les analyses polliniques montrent qu'il manquait à l'origine dans ce niveau. La dégradation de la forêt donne des prairies subatlantiques à Fétuque et à *Genista sagittalis*, des pâturages à *Cynosurus* et des cultures de Pomme de terre, de Seigle et d'Avoine.

Le niveau montagnard supérieur va de 900 à 1.300 m. environ. Les Hêtraies précédentes font place à un *Luzulo-Fagetum* à Sapin, très enrichi en Épicéa, et à un *Aceri-Fagetum* associé à des groupements à hautes herbes.

b) L'étage subalpin

Entre 1.300 et 1.500 m., et en alternance avec la remontée des formations montagnardes, se trouve un groupement à Épicéa, à riche couverture muscinale, avec *Listera cordata*, *Lycopodium annotinum*, le lichen *Cetraria cucullata* et autres espèces d'altitude (Wilmanns, 1971), ainsi que des tourbières à *Pinus gr. mugo*, avec *Selaginella selaginoides*, *Swertia perennis*. D'autres associations subalpines sont représentées par des brousses de saules (*Salicetum appendiculatae*), des combes à neige et des prairies acides à *Nardus*, *Gnaphalium supinum*, *Leontodon helveticus*, des pelouses avec *Sorbus* et à *Calamagrostis arundinacea*. D'après Oberdorfer (1979), ces divers groupements constitueraient par place un véritable complexe subalpin.

c) Le versant oriental

Sa morphologie est moins accidentée et les précipitations sont plus faibles que sur le versant ouest ; les forêts résineuses dominent largement et les feuillus sont localisés. La différence entre les deux versants n'est pas due uniquement à une action humaine, mais bien à des caractéristiques climatiques, car si la rareté du Hêtre paraît être secondaire, elle s'accompagne de la quasi-absence d'une partie de son cortège comme *Luzula luzuloides*, *Luzula sylvatica*, *Festuca altissima*, *Prenanthes purpurea*.

Une cartographie détaillée au 1/25.000 de la végétation du district de Haute-Wutach (Lang et Oberdorfer, 1961) a montré que les forêts de ce versant se partagent en deux grands types : une Sapinière-Pessière relativement sèche contenant fréquemment *Pinus sylvestris* ssp. *hercynica*, et une Sapinière plus fraîche à *Galium rotundifolium*, *Oxalis acetosella* et *Lonicera nigra*. Les deux associations ont une composition de caractère subcontinental qui les rapproche de celles de la forêt de Bavière, de la forêt de Thuringe ou des monts des Métaux. Les Hêtraies ne manquent pas complètement mais elles sont localisées en raison de la faiblesse des précipitations (900 à 1.000 mm), des extrêmes de température et des gelées tardives. Des analyses polliniques ont montré que le Sapin a été longtemps, sur tout le versant, l'espèce dominante et que l'extension de l'Épicéa a été favorisée par une détérioration anthropogène du milieu au cours des cinq cents dernières années. Les prairies sont formées essentiellement par le *Trisetetum flavescentis* et les cultures, comme sur le versant occidental, par la Pomme de terre, le Seigle et l'Avoine.

3 — LES MITTELGEBIRGE DU NORD

Il s'agit d'un groupe de reliefs allant du Harz, à l'Est, à l'Ardenne, à l'Ouest : Haute-Hesse (Rhön, Vogelsberg, Westerwald), Sauerland, Taunus, Hunsrück, Eifel. La forêt de Thuringe est intermédiaire entre ce groupe et les massifs précédents (Niemann, 1964). L'altitude est modeste, tous ces massifs

culminant entre 600 et 900 m., sauf le Harz (1.140 m.).

Le Sapin, l'Épicéa et le Pin sylvestre manquent complètement à l'état naturel, l'étage subalpin également, et les groupements forestiers sont constitués à l'origine de Hêtraies submontagnardes et montagnardes contenant des espèces subatlantiques.

L'ensemble de ces massifs est constitué de roches siliceuses, mais dans quelques-uns d'entre eux ce sont des **diabases** ou des **basaltes** riches en calcium et donnant des sols eutrophes. Le plus typique est le Vogelsberg, gros noyau basaltique de forme régulière, uniformément couvert d'une Hêtraie qui est dans la partie inférieure un *Melico-Fagetum* et au-dessus, entre 500 et 900 m., un *Dentario bulbiferae-Fagetum* (Glavac et Bohn, 1970).

Les autres massifs sont formés de roches **crystallines acides**, de grès ou de schistes **siliceux**, et leurs forêts naturelles appartiennent au *Luzulo-Fagion*, mais sont fortement infiltrées d'espèces planitiales (dans le Palatinat, *Quercus petraea* atteint jusqu'à 20 %) et d'éléments atlantiques et subatlantiques (*Ilex aquifolium*, *Hypericum pulchrum*, *Digitalis purpurea*, *Lonicera periclymenum*) qui diminuent vers l'Est et vers le Sud. Ces forêts sont fortement enrésinées en Épicéa et en Pin sylvestre, ou remplacées sur de larges surfaces par des reboisements purs en ces espèces. Le taux de boisement est élevé, plus de 50 % en moyenne. Les groupements de dégradation sont des landes à *Sarothamnus scoparius*, à *Calluna*, à *Vaccinium*, des pelouses maigres à *Nardus*, des pâturages dans les parties les plus élevées ; les cultures ne dépassent guère 500 m.

B — Le secteur occidental

1 — LES VOSGES

L'étude phytogéographique des Vosges a comporté trois volets essentiels :

— Un ouvrage sur le versant alsacien, par Issler (1942).

— Un ensemble de travaux sur les sols et la végétation des parties élevées de la chaîne (forêts supérieures et végétation supraforestière), dus à Carbiener (1962, 1963, 1966, 1969 et 1970).

— Une étude du versant lorrain, composée des deux feuilles Metz et Nancy de la carte de la végétation de la France (Jacamon et Timbal, 1977) et de leur notice détaillée par Timbal (1978).

Ces travaux ont été conduits dans des optiques très différentes ; les définitions des étages et des grandes unités de végétation ne concordent pas. En particulier, la définition du Subalpin n'est pas la même partout, et les séries considérées par Timbal ont une définition plus restrictive que celle qui est habituellement retenue.

Le modèle proposé dans le présent livre pour les Alpes et pour les Massifs hercyniens paraît susceptible d'intégrer en une présentation homogène les résultats des auteurs vosgiens ; c'est du moins ce qui a été tenté dans l'exposé qui suit, d'autant plus qu'une figure synthétique de Timbal, reproduite ici, va dans le même sens (fig. XI-5A).

Le massif vosgien est constitué de granite dans sa partie sud, de grès dans sa partie nord. Du point de vue climatique il est, comme la Forêt Noire, très dissymétrique, le versant lorrain étant beaucoup plus arrosé que le versant alsacien (cf. fig. XI-4). Son axe est formé d'une longue ligne de crêtes approchant ou dépassant 1.400 m., ce qui, sous cette latitude, permet l'existence d'un étage subalpin réduit mais indiscutable.

a) L'étage collinéen

En raison de la latitude septentrionale et de l'humidité du massif, il ne s'élève guère au-dessus de 300-400 m.

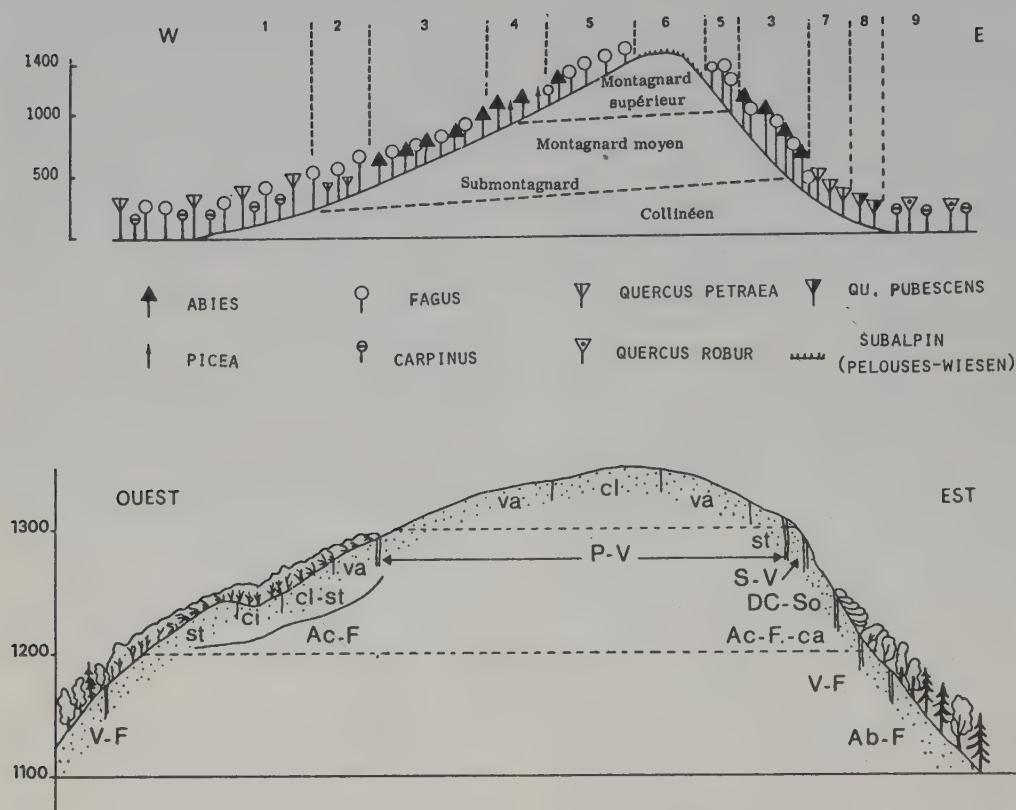


Fig. XI-5. Coupe botanique des Vosges: versant lorrain à gauche, versant alsacien à droite.

En haut, étagement général de la végétation dans le massif (d'après Timbal, in Becker et al.): 1, Chênaie de plaine à Charme et Hêtre; 2, Hêtraie submontagnarde à Charme; 3, Hêtraie-Sapinière montagnarde; 4, Sapinière montagnarde avec Epicéa; 5, Hêtraie montagnarde supérieure, dite parfois subalpine; 6, landes et prairies sommitales (étage subalpin s.str.); 7, Chêne sessiliflore; 8, Chêne pubescent; 9, Chêne pédonculé.

En bas, coupe du Montagnard supérieur et du Subalpin du sommit du Kastelberg (d'après Carbiener, simplifié).— Etage montagnard supérieur: V-F, Verticillato-Fagetum; Ac-F, Acero-Fagetum, st stellarietosum nemori, ci cicerbitosum alpinae, va vaccinietyosum. Ab-F, Abieti-Fagetum s.l. —Etage subalpin: P.V., Pulsatillo alpinae-Vaccinietyum, va vaccinietyosum, cl cladonietosum (avec cryoturbation), st stachyetosum officinalis; S-V, Sorbo chamaemespili-Vaccinietyum; DC-So, Digitali grandiflorae-Calamagrostetum sorbetosum mougeotii.

Dans une partie du versant alsacien il est formé, sur les calcaires des plus basses collines, d'une Chênaie pubescente et de ses formes de dégradation correspondant à des prairies sèches à *Bromus erectus*, contenant des éléments xérophiles tels que *Sesleria varia*, *Carex humilis*, des *Teucrium* et des *Thymus*, et même *Dictamnus albus*, *Fumana vulgaris*, *Artemisia camphorata* et des *Ophrys*.

Mais le plus souvent l'étage appartient sur les deux versants à un complexe silicicole et acidiphile (sauf localement) à *Quercus petraea*, très polymorphe et que Timbal subdivise en plusieurs séries et sous-séries : à *Quercus robur* et *Carpinus betulus*, à *Fagus* (formant trois sous-séries submontagnardes : calcicole, méso-neutrophile et acidiphile) avec de nombreux faciès à *Fraxinus*, *Betula*, *Tilia*.

b) L'étage montagnard

Comme dans tout l'ensemble des Mittelgebirge, il est très boisé (plus de 50 %) mais moins modifié par l'enrésinement, sauf dans le Submontagnard.

Il peut être divisé en trois niveaux :

1) Le Montagnard inférieur, occupé par une série acidiphile du Hêtre à *Luzula albidula*, comme dans les Mittelgebirge, avec dégradation en landes à *Sarothamnus scoparius* ; il est souvent infiltré de Chênes et peu distinct du sommet du Collinéen.

2) Le Montagnard moyen, commençant à la limite inférieure des Sapinières spontanées, vers 500 m., occupé essentiellement par la Hêtraie-Sapinière et plus localement, sur grès et en exposition chaude, par des faciès plus secs et notamment des stations de Pin sylvestre.

3) Le Montagnard supérieur, au-dessus de 700-800 m., dans lequel la Hêtraie-Sapinière est, comme dans le cas général des Préalpes et des Massifs hercyniens, enrichie en Épicéa et en *Acer pseudoplatanus*. A partir de 900 m. environ, le Sapin et l'Épicéa cessent et la Hêtraie pure forme à nouveau la végétation climacique, souvent rabougrie, que Carbiener décrit comme *Acereto-Fagetum* et maintient dans l'*Aceri-Fagion*, tout en la considérant comme subalpine ; elle semble actuellement progresser, avec un stade intermédiaire à *Sorbus aucuparia*, sur une partie des pâturages qui avaient été précédemment conquis sur cette Hêtraie sommitale.

Dans l'étage montagnard se trouvent inclus des groupements spécialisés de haut intérêt :

— Des forêts humides de gorge, à *Acer* et à *Tilia* (par exemple au col de la Schlucht) ;

— Des stations à Épicéa pur, sur sol tourbeux avec *Sphagnum*, divers *Vaccinium* et Fougères, parfois *Listera cordata* et *Corallorhiza trifida*. Ce seraient les témoins des premiers peuplements spontanés d'Épicéa dans le massif. Cette espèce est actuellement

très répandue par la sylviculture mais semble rare à l'état naturel, au point que sa spontanéité dans les Vosges a même été longtemps discutée.

— Deux stations de *Pinus uncinata*, également dans des tourbières acides à *Sphagnum*, situées dans la région de Gérardmer ; Timbal les rattache à l'étage subalpin, mais il s'agit plutôt, comme c'est souvent le cas dans les Préalpes (voir fig. VII-11) ou le Massif Central, d'enclaves de Pin à crochets à basse altitude dans des tourbières de moyenne montagne. Comme dans des stations analogues de Bohême ou de Forêt Noire, il pourrait s'agir de la variété *rotundata*.

c) L'étage subalpin

Après exclusion de la Hêtraie sommitale et des stations de *Pinus uncinata*, cet étage reste constitué selon nous par une végétation supra-forestière de landes et de pelouses ("Hautes-Chaumes"), dominante au-dessus de 1.100 m. et favorisée par un effet de crête (vents et nébulosité). La température moyenne annuelle y est de 3° à 4° et les précipitations élevées, 1.800 à 2.000 mm. Le Hohneck et ses cirques glaciaires représentent le *locus classicus* de cette formation.

D'après les travaux très précis de Carbiener, on peut y distinguer trois types de végétation (fig. IX-5B) :

1) Une lande à *Vaccinium uliginosum* et *Pulsatilla alpina* avec différentes sous-associations, à *Cladonia* dans les parties déneigées par le vent (peut-être analogues aux landines des Alpes), à *Nardus* dans les parties longtemps enneigées.

2) Un groupement herbacé plus thermophile à *Calamagrostis arundinacea*, localisé sur les pentes d'exposition sud, floristiquement très riche.

3) De nombreux groupements spécialisés : landes basses à différents *Sorbus* et *Vaccinium*, pelouses chionophiles à *Luzula desvauxii*, mégaphorbiaies, combes à neige à *Sibbaldia procumbens*.

Une des conclusions les plus intéressantes des travaux de Carbiener est la mise en évidence des relations de cette végétation supra-forestière avec celle des autres massifs hercyniens. Ainsi les pelouses à *Calamagrostis* sont représentées par des associations vicariantes : dans le Massif Central français, par un *Senecio doronici-Calamagrostietum* entre 1.500 et 1.700 m. dans les Monts Dore, et par des formes fragmentaires ou des intermédiaires entre cette association et la suivante dans la chaîne des Puys et le Forez ; dans les Vosges, par un *Digitali grandiflorae-Calamagrostietum* entre 1.150 et 1.250 m. environ ; dans les Sudètes par un *Bupleuro longifolii-Calamagrostietum* ; des Vosges jusqu'aux Riesengebirge, par un *Sorbo-Calamagrostietum* comportant jusqu'à six espèces de *Sorbus* dans sa partie orientale.

Carbiener (1966, 1970) a également montré l'importance, dans les sols des Hautes-Vosges, de phénomènes de cryoturbation et de solifluction.

Les tourbières des Vosges ont été activement étudiées, et depuis longtemps (cf. Dresch et al., 1967). D'après Jalut (1969), la végétation non arborée du Tardiglaciaire a été suivie d'un stade à Pin sylvestre et Bouleau s'élevant jusqu'à 700 m. d'altitude à l'Alleröd. *Corylus* en moyenne montagne, et la Chênaie mixte plus bas, apparaissent progressivement au Pré-boréal, les premiers Hêtres et Sapins seulement à l'Atlantique, et l'Épicéa tardivement au Subatlantique. Ces résultats sont confirmés par une étude détaillée de De Valk (1981) sur le Karstenberg, qui montre l'occupation ancienne par la Chênaie mixte jusqu'à 800 m. et par *Corylus* jusqu'à 1.100 m. environ, avec régression à l'Atlantique supérieur et au Sub-boréal inférieur lors de l'implantation de la Hêtraie-Sapinière ; les hautes crêtes paraissent toujours avoir été occupées, au-dessus de 1.200 m., par des pelouses à *Calamagrostis* et à *Nardus* en mosaïque avec des landes basses. Woillard (1978) a montré que la tourbière de la Grande Pile donnait, sur 20 mètres d'épaisseur, un profil s'étendant sur une période de 140.000 ans, remontant donc au Riss. Enfin Janssen (1981) a étudié minutieusement, suivant un transect de 70 km à

travers la chaîne, la correspondance entre la pluie pollinique et la végétation actuelle et a établi une très bonne concordance, résultat méthodologique de portée générale dépassant l'étude des Vosges.

2 — LE MASSIF CENTRAL FRANÇAIS

Si nous supposons ce massif délimité par une courbe de niveau d'altitude 250 m. (fig. XI-6A), il constitue un bloc montagneux de 100.000 km² environ (soit près du cinquième du territoire français), dont un tiers se situe au-dessus de 1.000 m., et culmine à 1.880 m. : c'est le plus étendu et le plus élevé des massifs formant l'arc hercynien.

Il sera étudié ici un peu plus en détail que les autres montagnes hercyniennes, d'abord en raison de sa vaste étendue et de sa complexité, et aussi parce qu'il n'a fait jusqu'ici l'objet d'aucune étude phytogéographique d'ensemble.

a) Le milieu naturel

La structure géologique et lithologique peut être schématisée ainsi (fig. XI-6B) :

- Un socle granitique et cristallin, modelé par les plissements calédonien et hercynien, pénéplanisé depuis la fin de l'ère primaire, forme l'ossature du massif.

- La mer jurassique a déposé de puissantes couches calcaires constituant des plateaux karstiques, appelés Causses, qui séparent de la masse principale du socle la Montagne Noire et ses annexes.

- Le socle cristallin a été soulevé sur son bord oriental par la poussée de la surrection alpine ; son altitude atteint 1.600 m. environ dans le Forez et les monts Lozère, et s'abaisse régulièrement vers l'ouest en formant en particulier le grand plateau du Limousin.

- Cette poussée a déterminé aussi d'importantes fractures. Les unes ont donné naissance à deux fosses d'effondrement, les Limagnes, correspondant au cours supérieur de la Loire et au bassin de l'Allier.

Les autres ont provoqué la formation de puissants volcans, actifs au Pliocène et au Quaternaire, et dont les appareils, éteints depuis peu et de morphologie encore remarquablement fraîche, représentent les hauts reliefs les plus importants du massif, dits "puys", et aussi de grandes coulées de basalte appelées "planèzes".

Du fait qu'aucun relief ne sépare le Massif Central de l'Océan, les pluies atlantiques se déversent abondamment sur la partie occidentale du Massif, tandis que les orages méditerranéens frappent, directement aussi, sa bordure sud-orientale. Il en résulte que les précipitations sont partout - sauf dans les Limagnes - très importantes, dépassant 2 mètres par an sur les crêtes. Par suite d'un régime continental des températures, les hivers sont très froids ce qui, joint à l'ampleur des précipitations, détermine une nivrosité très élevée.

L'augmentation de l'altitude du socle de l'ouest vers l'est, l'existence des deux lignes de hauts reliefs Puys—Monts Dore—Cantal—Aubrac et Beaujolais—Pilât—Vivarais—Cévennes, celle des fossés des Limagnes, l'atténuation progressive d'ouest en est du caractère atlantique du climat, déterminent la disposition de la végétation (sauf dans le sud du massif) en grandes bandes verticales de direction nord-sud qui ressortent nettement sur la figure XI-7.

b) L'étage montagnard

Nous commencerons l'étude de la végétation du Massif Central par celle de l'étage montagnard, car c'est à ce niveau que s'observe la plus grande similitude avec les massifs précédents.

Cet étage montagnard, qui se développe ici entre 700 et 1.400 m. environ, est largement dominé, comme dans tout l'arc hercynien, par les Hêtraies ; mais comme dans la Forêt Noire et les Vosges, il présente une dissymétrie entre un flanc Ouest océanique et un flanc Est subcontinental. La limite entre ces deux faciès (ligne a-b, fig. XI-6) ne suit pas la ligne de partage des eaux entre la Loire et le Rhône, mais la ligne de faite

principale des hauts reliefs volcaniques, chaîne des Puys, Monts-Dore, Cantal et Aubrac.

1) A l'Ouest de cette ligne, les forêts montagnardes sont constituées d'une Hêtraie subatlantique dont l'étude faite par Luquet (1926), puis par Lemee (1951), a été reprise d'une manière approfondie par Cusset et De Lachapelle (1961). On peut y distinguer deux ensembles :

— des Hêtraies acidophiles, surtout sur les roches cristallines et sur des sols partiellement podzolisés, dans la partie inférieure de l'étage : un *Luzulo-Fagetum*, à *Luzula silvatica*, moins acidophile que l'association homonyme d'Europe centrale, et un *Deschampsio-Fagetum* à *Vaccinium* ;

— des Hêtraies sur sol brun, en particulier sur les basaltes, formant un *Scillo-Fagetum* très polymorphe, caractérisé par des espèces atlantiques que l'on retrouve dans les Hêtraies pyrénéennes : partout et en abondance *Scilla Lilio-Hyacinthus*, *Euphorbia hibernica* (qui remplace *E. dulcis* des Hêtraies médioeuropéennes), plus localement *Meconopsis cambrica*, *Corydalis claviculata*, *Linaria striata*, *Galium hercynicum*, *Wahlenbergia hederacea*.

Tout au sud, les Hêtraies des Monts de Lacaune, de l'Espinouze et de la Montagne Noire appartiennent encore à ce groupe subatlantique mais sont infiltrés de remontées subméditerranéennes.

2) A l'Est de la ligne de faite, et jusqu'à la bordure orientale du Massif, l'étage montagnard est fait pour la majeure partie de Hêtraies plus typiques, que cependant un contingent d'espèces subatlantiques et le substrat siliceux opposent à celles des Préalpes qui leur font face. Elles s'étendent d'une part sur les flancs orientaux des grands reliefs volcaniques axiaux, (Puys, Monts-Dore, Cantal) et sur l'Aubrac qu'effleurent à peine les espèces eu-atlantiques (Doche, 1979), d'autre part sur les parties les plus élevées des reliefs qui jalonnent le bord oriental du massif, le long des vallées de la Saône et du Rhône, et dont les principaux sont, du Nord au Sud : le Morvan, où dominant

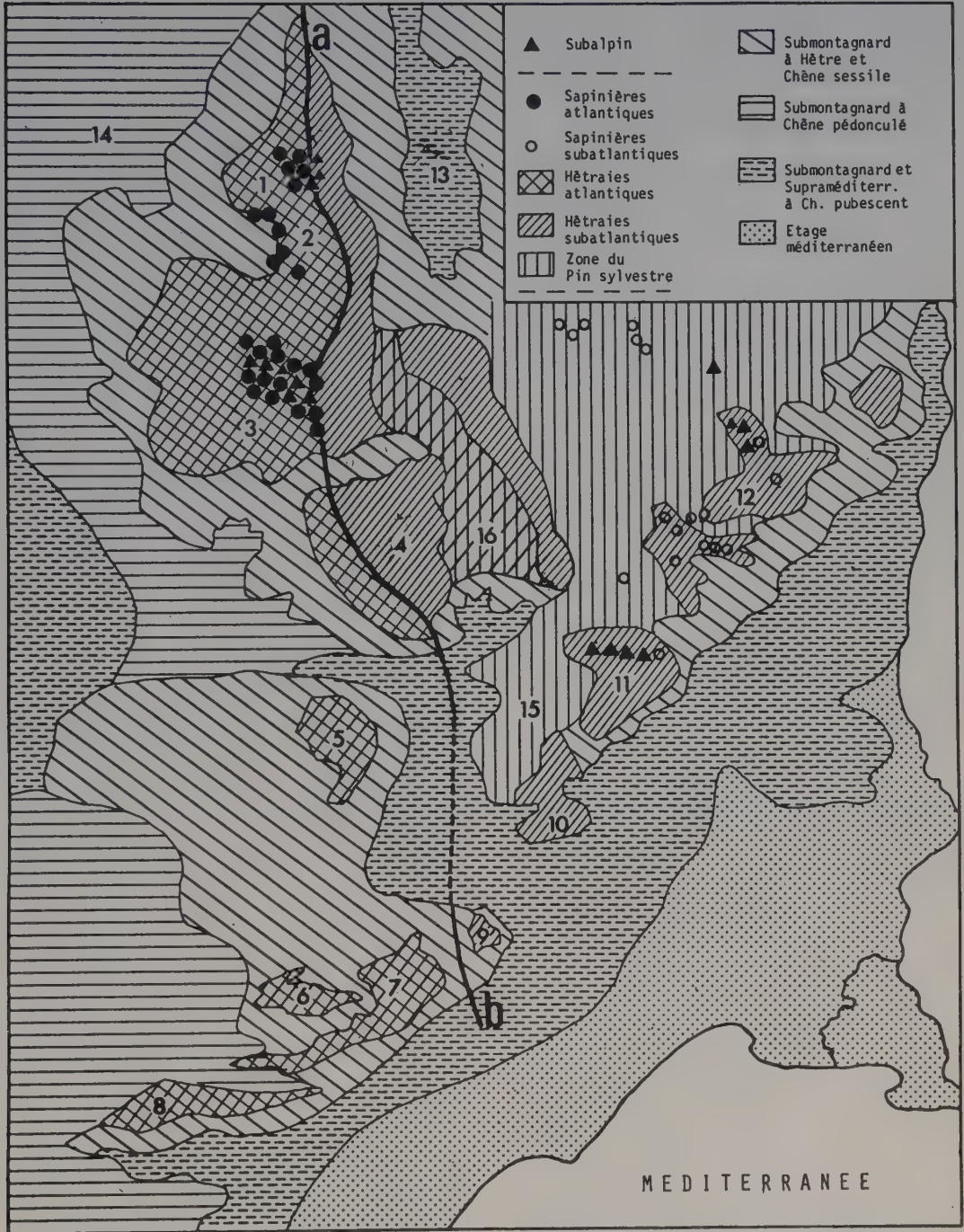


Fig.XI-7. Esquisse d'une division du Massif Central en secteurs géobotaniques. Détails dans le texte.

les Hêtraies à *Deschampsia* mais dont la partie Ouest est encore nettement atlantique (Bugnon et Rameau, 1974) ; les Monts du Beaujolais et du Lyonnais, où l'altitude ne permet que des Hêtraies submontagnardes ; les Monts de la Madeleine et du Forez ; le Vivarais et le Velay ; les Cévennes.

3) Au centre de cet ensemble des Hêtraies orientales se situe une dépression plus sèche, formée principalement du bassin supérieur de la Loire, et où les précipitations s'abaissent en certains points à 700 mm. Le Pin sylvestre, encore associé au Hêtre sur les pentes des reliefs qui entourent cette zone (versant oriental de l'Aubrac, Margeride, Vivarais, Pilat) reste seul, ou localement associé au Sapin, dans la partie centrale. Sa dominance a certainement été favorisée par l'action humaine, mais il semble bien être le climax dans tout le Velay. Les Sapinières sont hétérogènes : celles qui sont dans la zone du Pin sylvestre (régions d'Yssingaux, du Puy) sont beaucoup plus sèches et plus pauvres que celles des autres parties du Massif et pourraient être comparables à l'*Abietetum* des Alpes intermédiaires. Le bassin de la Haute-Loire est dans une certaine mesure, plus modestement que dans d'autres chaînes, une sorte de "zone interne".

4) Le Montagnard non forestier

Le taux de boisement naturel est faible dans le Massif Central, ou, plus exactement, il était tombé par suite du défrichement à 10 % environ. L'exode rural a fait reculer les cultures, qui d'ailleurs n'avaient jamais été prédominantes. L'essentiel du sol, longtemps occupé par des pâturages, l'est aujourd'hui en grande partie par les landes résultant de leur embroussalement. L'étude de ces landes (à *Calluna*, à *Genista* et à *Sarothamnus* divers), qui sont très mal connues, et leur rattachement à des séries dynamiques éventuelles, restent un problème difficile. Doche (1982) a montré par exemple que dans l'Aubrac, en plein climax du Hêtre, le reboisement spontané ne passe par la reconstitution directe de la Hêtraie : le sol se couvre d'abord d'une lande dense à *Calluna vulgaris* que seul le Pin peut coloniser ; plus tard, l'ombre formée par le couvert végétal souvent très

dense des Pins fait rétrograder la Callune et crée des places vides dans lesquelles la Hêtraie peut à son tour s'implanter et dominer progressivement le Pin.

L'enrésinement artificiel, très faible dans la partie atlantique, a été par contre très développé dans la moitié orientale : le Pin sylvestre a été favorisé, l'Épicéa (qui n'était pas spontané dans le Massif Central) et plus récemment le Douglas ont servi à reboiser massivement des landes mais ont été aussi introduits dans des forêts naturelles.

Comme dans les Préalpes et dans le reste de l'arc hercynien, l'étage montagnard du Massif Central héberge des végétations satellites, azonales, dont les plus intéressantes sont les hautes tourbières bien développées à la faveur des fortes précipitations et des roches acides, en particulier sur l'emplacement ou la périphérie des lacs de cratère. Elles sont remarquables par la présence de *Pinus uncinata* et celles d'espèces arctico-alpines dont certaines manquent dans les Préalpes (*Salix lapponum*, *Ligularia sibirica*).

c) L'étage subalpin

La limite supérieure naturelle de l'étage montagnard, formée très généralement par les Hêtraies et plus localement par des Sapinières, se situe vers 1.500 m. et elle est souvent marquée par une frange d'arbres rabougris. Mais presque partout elle se trouve abaissée soit naturellement soit par un effet de crête, soit par le pâturage, de sorte que la limite apparente se situe en moyenne à 1.400 m. De toute façon, le territoire présumé subalpin, même en lui rattachant tout le niveau supraforestier, ne forme dans le Massif Central que des îlots dont les plus étendus et les plus diversifiés se trouvent dans les Monts-Dore et dans le Cantal.

Dans celui-ci, Quezel et Rioux (1954) ont signalé deux formations végétales particulièrement intéressantes, l'une et l'autre dans des combes abritées de versant Nord : la persistance de quelques exemplaires de *Pinus uncinata*, les seuls dans tout le Subalpin du Massif Central (où cet arbre est, nous l'avons vu, plus fréquent dans les tourbières monta-

gnardes), et une association rélictuelle d'écologie presque alpine, contenant *Saxifraga hieracifolia*, *S. androsacea*, *S. oppositifolia*, *Carex atrata*, *Hieracium piliferum*. Les autres groupements notables du Subalpin cantalien sont :

— toujours dans des couloirs longtemps enneigés de versant Nord, et généralement au-dessus de 1.600 m. : une association à *Saxifraga lamottei* (micro-endémique), *S. bryoides* et *Androsace rosea* ; une lande à *Empetrum hermaphroditum*, Lycopodes et Lichens, déjà observée dans les Monts-Dore par Luquet ; une Mégaphorbiaie à *Adenostyles alliariae* ;

— plus généralement, formant le fond de la végétation subalpine, des landes à *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Genista pilosa* var. *tortuosa*, contenant différentes espèces d'altitude comme *Gnaphalium norvegicum*, *Trifolium alpinum*, parfois *Festuca paniculata*, *Juniperus alpina* ; ces landes forment deux associations assez voisines entre elles, *Vaccinio-Gentianetum luteae* et *Genisto-Pulsatilletum vernalis*.

Dans le Puy-de-Dôme, dans les Monts-Dore au-dessus de 1.500 m. et dans le Forez, Carbiener (1969) a décrit des prairies à *Calamagrostis arundinacea* et *Senecio dornicum*, formant le vicariant occidental d'une association subalpine, le *Sorbo-Calamagrostidetum*, répandu dans les Vosges et jusqu'aux Sudètes. Dans les Monts du Forez se trouverait en réalité un intermédiaire entre les deux groupements, et ce serait un des caractères qui, d'après cet auteur, rapproche la végétation de ce chaînon de celle des Vosges.

Plus au Sud, ces landes et prairies subalpines paraissent remplacées par des associations plus méridionales du groupe du *Juniperion nanae*, dont le fond est toujours constitué par des landes à *Vaccinium* et à *Calluna*, mais avec, çà et là, *Juniperus alpina*, *Festuca paniculata*, dans le Vivarais (au Mézenc, Lemée, 1953) *Senecio leucophyllus*, dans le chaînon du Mont-Lozère (Braun-Blanquet, 1953 — Bresoles, 1967) *Sorbus aucuparia*, *Antennaria dioica* et même *Juncus*

trifidus. Il serait peut-être possible de séparer deux ou même trois types géographiques de ces formations subalpines, mais c'est certainement prématuré, et d'ailleurs incertain en raison de leur caractère fragmentaire.

d) Les types d'étage collinéen

Bien que l'étage collinéen soit, en raison de la latitude méridionale du Massif Central français, assez développé, remontant souvent jusqu'à 800-900 m., nous nous étendrons peu sur cet étage parce qu'il est très hétérogène et beaucoup plus en relation avec la végétation de l'avant-pays qu'avec celle du massif lui-même. Le complexe montagnard-subalpin qui vient d'être décrit forme en effet un noyau compact enchâssé dans un étage collinéen qui représente la remontée le long de ses flancs des végétations médio-européennes, submontagnardes ou subatlantiques qui entourent le Massif.

1) L'étage montagnard proprement dit, à Hêtraies, est frangé presque partout à sa partie inférieure d'un niveau submontagnard où le Chêne sessiliflore (*Quercus petraea*) et le Châtaignier sont associés au Hêtre. Baudière (1974) l'a étudié dans les Monts de l'Espinouze. Ce niveau, que l'on pourrait encore attribuer au Montagnard, se situe dans la partie centrale et orientale du Massif entre 700 m. et 1.000 m. environ ; dans la partie ouest, où l'humidité atlantique favorise la descente du Hêtre, il s'abaisse à 500-800 m. environ et le Chêne pédonculé (*Quercus robur*) y tient une place notable.

2) Dans la bordure occidentale du Massif, et notamment dans tout le Moyen et Bas Limousin, ce Submontagnard passe progressivement à un Collinéen à *Quercus robur* dominant, accompagné de *Quercus petraea* et de *Castanea*. Il est lui-même bordé extérieurement, vers le sud-ouest, par la Chênaie pubescente du Quercy et du Périgord.

3) Dans l'est et le sud du Massif, c'est par contre le Chêne pubescent qui devient dominant, même dans le niveau submontagnard qui est difficile à séparer du Collinéen proprement dit. La Hêtraie est alors bordée

par un large étage supraméditerranéen, où l'on peut toutefois localement distinguer des sous-étages :

α) Ainsi dans la bordure orientale, du Vivarais aux Cévennes, il présente deux gradins : le supérieur est une étroite bande de Chênaies acidophiles à *Quercus petraea* et à Châtaignier, avec une forme acidophile de la Chênaie pubescente sur les adrets ; l'inférieur est un supraméditerranéen plus typique, offrant beaucoup d'analogies avec celui des Préalpes qui en est le symétrique de l'autre côté de la vallée du Rhône, et montrant même dans le bassin inférieur de l'Ardèche un très beau développement d'un groupement rupicole à *Quercus ilex* et *Juniperus phoenicea* du Supraméditerranéen inférieur.

β) Ceinturant le Sud du Massif Central, s'étendent les vastes tables calcaires karstiques formant les Causses. Leur végétation est presque entièrement occupée par une série supraméditerranéenne du Chêne pubescent,

sous une forme un peu différente de celle qu'elle a dans les Préalpes (ainsi *Genista cinerea* manque). On peut ici encore distinguer plusieurs niveaux (Dupias, 1969 — Braun-Blanquet, 1970) : une série méditerranéenne du Chêne pubescent, formant le rebord externe des Causses, une sous-série supraméditerranéenne inférieure couvrant les plateaux les moins élevés, et une sous-série supraméditerranéenne supérieure, dont le climax est une forêt basse mixte de Chêne et de Pin sylvestre. Sur les plateaux les plus élevés, comme le Causse Méjean, cette dernière passe même, au-dessus de 1.000 m., à une formation à Pin sylvestre pur que l'on peut considérer comme une Série montagnarde du Pin sylvestre, un peu différente toutefois de celle du bassin de la Haute-Loire.

4) Enfin le bassin de Clermont-Ferrand (Limagne d'Allier) présente sur ses basses collines une ceinture de Chênaie pubescente, de type septentrional et non supraméditerranéenne, relayée elle-même en altitude par le niveau submontagnard à *Quercus petraea*.

XII

Deux grandes chaînes complexes : Pyrénées et Carpates

Les trois chaînes européennes auxquelles on peut le plus logiquement songer à comparer les Alpes sont les Pyrénées, les Carpates et le Caucase, en raison de leurs dimensions et de leur diversité. Mais la végétation du Caucase présente, surtout dans ses étages supérieurs, des caractéristiques qui l'éloignent sensiblement des Alpes, et seront évoquées dans le chapitre suivant. Ce sont évidemment les Pyrénées et les Carpates dont la végétation se rapproche le plus de celle de la chaîne alpine : ainsi, toutes leurs espèces forestières climaciques sont également représentées dans les Alpes.

La chaîne des Pyrénées mériterait évidemment une étude semblable à celle qui vient d'être faite pour les Alpes. Une telle synthèse est encore loin d'être possible, malgré la somme des matériaux phytogéographiques accumulés, ou peut-être même en raison de cette somme. C'est donc une présentation très imparfaite de la végétation pyrénéenne, mais éclairée autant que possible par l'expression cartographique, qui sera tentée ici.

A tort ou à raison, il a semblé que l'étude de la végétation des Carpates était plus simple, et peut-être trouvera-t-on qu'elle a été schématisée d'une manière excessive ; mais là encore, le but recherché n'est pas de donner un exposé exhaustif de la question, mais seulement d'éprouver dans quelle mesure le modèle dégagé à partir des Alpes peut être utilisable pour la compréhension de la végétation d'une autre grande chaîne.

A — Les Pyrénées

On s'attendrait à ce que l'analogie soit surtout grande entre les Pyrénées et les Alpes orientales, en raison de la disposition Est-Ouest et de la structure lithologique comportant dans les deux cas un axe cristallin entouré de bandes calcaires (fig. XII-1 et XII-2). Mais les Alpes orientales sont une chaîne relativement très symétrique, notamment du point de vue climatique avec leurs deux larges bandes préalpines océaniques entourant un axe continental, tandis que les Pyrénées sont, du point de vue climatique

autant que structural, très dissymétriques, avec un versant Nord abrupt et arrosé et un versant Sud beaucoup plus large et soumis à un climat méditerranéen ou semi-aride.

En réalité, c'est avec les Alpes occidentales que les Pyrénées paraissent avoir le plus d'affinités : dans le peuplement floristique bien entendu, en raison même de la proximité des deux chaînes (bien qu'il existe des espèces à distribution Alpes orientales — Pyrénées), mais aussi dans la structure et le climat.

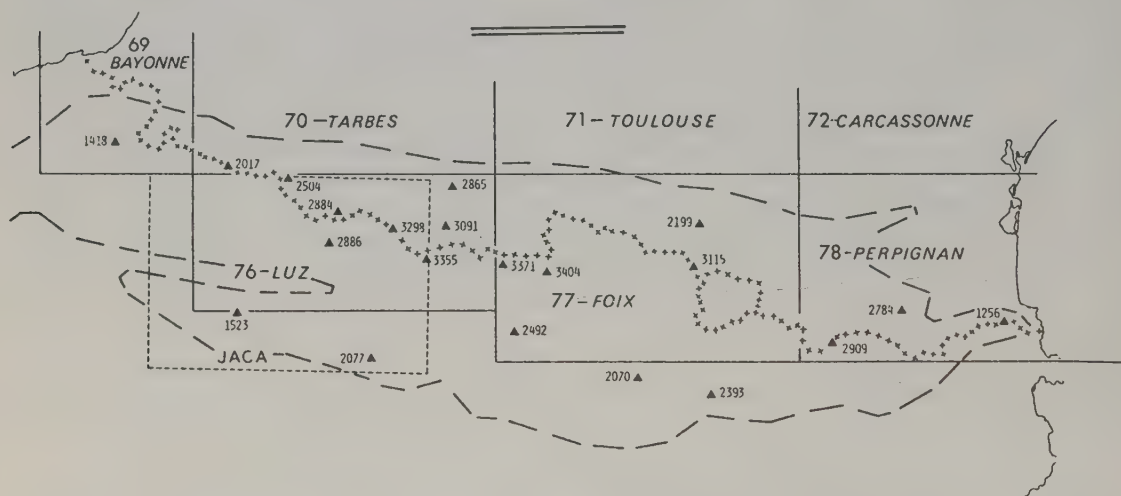


Fig. XII-1. Plan d'assemblage des Cartes de végétation au 1/200 000 concernant la chaîne pyrénéenne. Ces cartes, indiquées ici avec leurs numéros, ont été établies par le Centre national de la Recherche Scientifique français. La feuille Jaca a été dressée et publiée par Montserrat et al., Université de Jaca. La ligne de croix représente la frontière franco-espagnole, qui coïncide presque partout avec la ligne de crêtes principales de la chaîne. Les principaux sommets sont indiqués avec leurs altitudes. La ligne en tirets correspond au contour approximatif de la chaîne défini par l'altitude 1 000 m.

1 — GÉOGRAPHIE PHYSIQUE

Avec 400 km environ de longueur et 150 km de largeur en leur milieu, les Pyrénées ont sensiblement les dimensions des Alpes occidentales entre Léman et Méditerranée. La géographie physique des deux chaînes présente bien des points communs qui sont classiques :

- une dissymétrie morphologique des deux versants ;

- un axe cristallin bordé de massifs à prédominance calcaire très développés sur le côté à pente douce ;

- du point de vue climatique, une double dissymétrie : transversale, avec le versant abrupt très arrosé tombant sur une plaine humide et chaude (Aquitaine, Piémont) et à l'opposé un versant doux et plus sec, subméditerranéen (Aragon et Haute-Provence) ; longitudinale, avec un pôle méditerranéen (Pyrénées orientales et Alpes maritimes) et un pôle océanique (Pyrénées atlantiques et Haute-Savoie).



Fig. XII-2. Structure géologique de la chaîne pyrénéenne (d'après Casteras, in Debeltas, Géologie de la France, simplifié).

De sorte que l'on pourrait faire correspondre les deux chaînes par une rotation de 90° autour du Golfe du Lion (fig. XII-3).

Ces analogies se répercutent sur la végétation :

Le versant abrupt porte dans les deux cas, dans son étage montagnard, une prédominance de Hêtraie acidophile, tandis que le Pin sylvestre joue un rôle relativement effacé.

Le versant opposé est au contraire à très large dominance de Pin sylvestre, avec présence dans les deux cas du Génévrier thurifère et forte remontée de Chêne vert en altitude.

Le pôle méditerranéen est assez analogue dans les deux chaînes : on y retrouve, sous des formes presque identiques, la série du Chêne liège, la végétation calcicole de l'étage méditerranéen inférieur à Chêne vert, et une série méditerranéenne du Chêne pubescent.

A l'étage subalpin, le Pin à crochets tient une place fondamentale dans les deux chaînes, Pyrénées et Alpes occidentales, et ce sont même les deux seules chaînes où il joue un rôle de cette importance.

Mais là s'arrêtent les ressemblances, car il y a aussi des différences très sensibles entre les deux chaînes :



Fig. XII-3. Similitude structurale entre les Pyrénées et les Alpes occidentales. A, axe principal des deux chaînes; V1, versant en pente raide; V2, versant en pente douce; P.O., pôle océanique; P.M., pôle méditerranéen.

a) La Haute-Provence est notablement plus humide que les Pyrénées est-espagnoles, ce qui se marque par le rôle important qu'y jouent les Hêtraies.

b) Inversement, le Hêtre est abondant dans les Pyrénées orientales, alors qu'il fait presque défaut dans les Alpes maritimes orientales.

c) Enfin, et c'est probablement le point le plus important, la chaîne pyrénéenne ne semble pas présenter la différenciation d'un axe biogéographique interne analogue à celui des Alpes. Ce point sera spécialement discuté à propos de l'étage montagnard.

2 — LA FLORE PYRÉNÉENNE

La flore des Pyrénées présente avec celle des Alpes, tant dans son état actuel que dans son histoire passée, une parenté étroite qui permet de s'en tenir ici à un exposé succinct.

Elle peut être évaluée, pour l'ensemble des Pyrénées françaises et espagnoles, à 3.000 espèces environ, avec une richesse aréale qui dépasse 2.000 dans les Pyrénées orientales et décroît l'Est en Ouest. La flore arborée est beaucoup plus pauvre que celle des Alpes : ainsi les Gymnospermes spontanées se réduisent au Sapin, au Pin sylvestre et aux Génévriers. Parmi les arbustes toutefois, le genre *Salix* compte une vingtaine d'espèces et les *Ericacées* sont très bien représentées.

L'orogénèse des Pyrénées étant antérieure à celle des Alpes et leur position géographique plus méridionale, le contingent arcto-tertiaire devrait logiquement être plus important, mais il est ici encore presque totalement effacé (quelques stations de *Juniperus thurifera*, *Ramonda*, *Borderea*) (fig. XII-4). La différenciation orophile à partir du stock d'origine tempérée a dû se dérouler dans les mêmes conditions que celle des Alpes et les

migrations étaient favorisées par la proximité des deux chaînes et le relais du Massif Central.

Malgré l'altitude relativement modeste de la chaîne pyrénéenne, la glaciation a été sévère, en raison probablement de l'humidité océanique. Les arctico-alpines sont nombreuses et comptent même des représentants qui font défaut dans les chaînes centre-européennes (*Salix lapponum*, *Phyllodoce coerulea*). La recolonisation post-glaciaire a bénéficié des apports de tout le vaste territoire de refuge ibérique, mais non des pénétrations orientales : Épicéa, Mélèze, Pin cembro, Aune vert n'ont pas franchi la vallée du Rhône.

Le taux d'endémisme, même après correction des excès de systématiciens locaux, est élevé : 120 espèces linnéennes endémiques pyrénéennes *sensu stricto* ou endémiques pyrénéo-ibériques. C'est moins que dans les Alpes, mais à peu près autant que dans les Carpates. Cet endémisme se distingue par des espèces prestigieuses (*Saxifraga longifolia*, *S. aquatica*, *Androsace cylindrica*) et par une proportion importante de taxons supra-spécifiques (*Xatartia*, *Ramonda*, *Borderea*, *Iris* sect. *xyphoides*) (fig. XII-4).

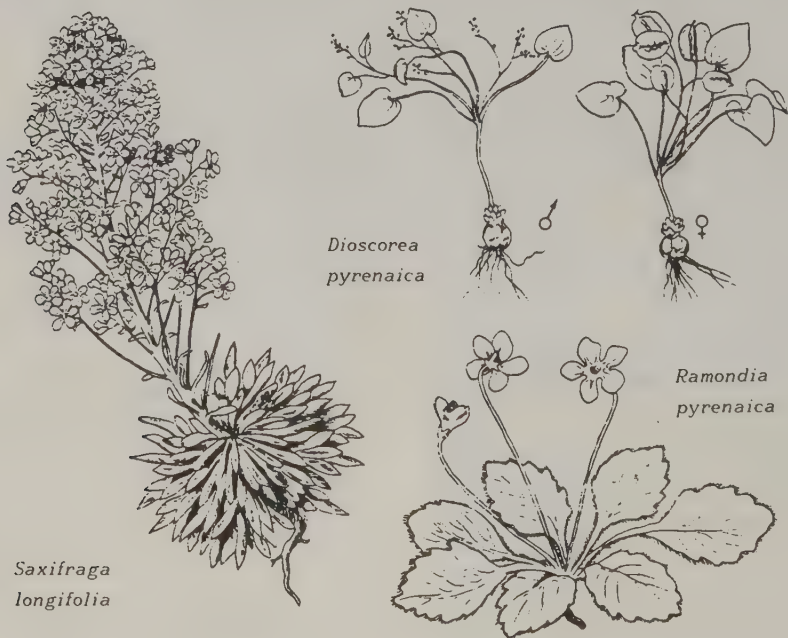


Fig.XII-4. Trois espèces calcicoles endémiques des Pyrénées centrales.

D'après les aires de répartition indiquées par Dupias (1977 et 1981) pour 101 espèces de l'étage alpin et 142 espèces des rochers, éboulis et landes du Subalpin, on peut établir la statistique suivante (en pourcentages).

a) Les 101 espèces de l'étage alpin se répartissent ainsi :

Arctico-alpines	31	}	79	}	5
Orophiles européennes s.l.	14				
Orophiles pyrénéo-alpino-carpatiques	9				
Orophiles pyrénéo-alpines et sud-européennes	9				
Orophiles pyrénéo-alpines	12				
Orophiles pyrénéo-alpines asiatiques	4				
Orophile pyrénéo-asiatique	1				
Endémiques pyrénéennes et pyrénéo-nord-ibériques	21				

On notera la similitude importante avec la flore des Alpes (78 % d'espèces en commun), la faible liaison avec les montagnes asiatiques (5 %) probablement due à la position occidentale extrême des Pyrénées, et le fait que, comme dans les Alpes, beaucoup d'endémiques ne se trouvent pas dans la flore supraforestière, mais en moyenne ou basse montagne.

b) Si l'on compare maintenant les étages alpin et subalpin, on observe dans le second une diminution de la proportion des espèces arctico-alpines, l'augmentation des endémiques et l'apparition d'un contingent d'espèces communes avec les montagnes méditerranéennes, ibériques en particulier :

	Alpin	Subalpin
Orophiles du système alpin (Pyrénées, Alpes, Carpates, Apennin)	47 %	47 %
Arctico-alpines	31 %	14 %
Proportion de pyrénéennes existant aussi dans les Alpes	78 %	61 %
Endémiques pyrénéennes	21 %	29 %
Espèces des montagnes méditerranéennes		10 %
Divers	1 %	

Les relations de la flore des Pyrénées avec celle des Alpes ont fait l'objet d'un mémoire fondamental de Kupfer (1972).

L'histoire postglaciaire de la chaîne pyrénéenne a été étudiée principalement par Jalut (1974).

3 — DESCRIPTION SUCCINCTE DES ÉTAGES DE VÉGÉTATION

Puisqu'il s'agit essentiellement d'une comparaison avec les Alpes, nous commencerons par le haut en raison des affinités étroites de l'étage alpin dans les deux chaînes ; les points communs entre la végétation des Pyrénées et des Alpes décroissent à mesure que l'on descend en altitude.

a) L'étage alpin

La végétation de l'étage alpin des Pyrénées est surtout bien connue dans les Pyrénées orientales par le mémoire fondamental de Braun-Blanquet (1948), qui établit la profonde similitude de cette végétation avec son homologue de la chaîne alpine. Puisque nous avons choisi de situer nos comparaisons entre chaînes de préférence au niveau des alliances, nous retiendrons essentiellement des conclusions de cet auteur que 16 des 22 alliances représentées dans l'étage alpin des Pyrénées sont également présentes dans les Alpes, et que les 6 autres forment des alliances vicariantes très proches ; parmi ces dernières figurent les quatre alliances les plus importantes relatives aux prairies. Les unités phytosociologiques supérieures, ordres et classes, sont sans exception identiques dans l'étage alpin des deux chaînes. Les différences ne se situent finalement qu'au rang des associations ou des sous-associations. Cette parenté est d'autant plus remarquable que le massif des Pyrénées orientales est situé en bout de chaîne et que l'on pourrait s'attendre à y voir dominer les influences climatiques oro-méditerranéennes : en fait celles-ci, comme dans les Alpes maritimes qui occupent une situation géographique analogue, marquent à peine une partie du Montagnard et sont pratiquement nulles dans le Subalpin et l'Alpin.

La même végétation de haute altitude se prolonge sans modifications appréciables vers l'Ouest, dans les Pyrénées ariégeoises et catalanes, où les groupements décrits par Gruber sont identiques, à des détails de nomenclature près, à ceux de Braun-Blanquet.

La similitude avec les Alpes devient quasi-totale lorsqu'on atteint les Pyrénées centrales, et même les vicariances Alpes-Pyrénées des alliances de pelouses observées dans les Pyrénées orientales font place ici à une identité, les différences retombant également au niveau de l'association (cf. Klein, 1979).

Dans les Pyrénées occidentales enfin, l'étage alpin fait défaut à l'Ouest du Pic d'Anie (Dentaletche, 1972), l'altitude des sommets les plus importants se situant seulement aux environs de 2.000 m.

Les sols de l'étage alpin ont été étudiés par Labroue dans les Pyrénées centrales (processus microbiologiques notamment) et par Baudiere et Soutadé dans les Pyrénées orientales (phénomènes périglaciaires).

Nous donnerons ci-après quelques indications générales sur les groupements pionniers, et nous insisterons ensuite davantage sur les importants groupements de pelouses.

1) Groupements pionniers

Les groupements de rochers, d'éboulis, de combes à neige, d'eaux stagnantes, de ruisseaux, de marais forment un ensemble tout à fait parallèle à celui des Alpes. Chaque association a son équivalent alpin dont elle ne diffère que par la prise en compte de quelques endémiques pyrénéennes, ce qui vient à point pour créer des associations réputées nouvelles et étendre l'innovation à une ou deux alliances.

A remarquer la richesse relative du groupement aquatique à *Sparganium* et en revanche l'absence aux Pyrénées du *Caricion bicoloris-atrofuscae* et de ses survivances glaciaires.

Pour l'ensemble de ces groupements, on se reportera à la mise au point très précise

de Gruber (1978) qui a en outre observé des groupements spéciaux localisés dans le sud du versant espagnol.

Les adaptations des lithophytes d'éboulis ont été étudiées par Baudiere et Bonnet (1963) et par Somson (1984).

2) Pelouses silicicoles

La composition, la situation relative et l'écologie des groupements présentent ici encore un intéressant parallélisme avec la chaîne alpine, mais les associations sont quelque peu différentes. Nous distinguerons trois niveaux altitudinaux, en précisant que pour maintenir à l'étude de la végétation supraforestière son unité nous y avons, comme pour les Alpes, inclus les groupements prairiaux subalpins.

α) Dans le Subalpin inférieur, la pelouse relativement thermophile à *Festuca paniculata* (= *F. spadicea*) tient, plus encore que dans les Alpes méridionales, une place notable. Dans les Pyrénées orientales et ariégeoises, elle est représentée par l'association *Hieracio-Festucetum* (Braun-Blanquet, 1948) qui occupe les versants sud entre 1.800 et 2.250 m. environ. Elle atteint à l'Ouest le Val d'Aran, où Nègre a décrit une association très voisine, *Potentilletto-Festucetum*. Dans les Pyrénées centrales, elle est remplacée par l'*Irido-Festucetum paniculatae* (Nègre et al., 1975), et plus à l'Ouest le même auteur a décrit un vicariant écologique sur calcaire, le *Scorzonero-Festucetum paniculatae*.

β) Dans le Subalpin supérieur, *Festuca varia* si caractéristique des rocaillies subalpines siliceuses des Alpes est remplacée par l'endémique pyrénéenne *Festuca eskia* ou "gispet", formant elle aussi des pelouses en gradins. Dans les Pyrénées orientales et centro-orientales, jusqu'à la région du Val d'Aran et d'Aigues-Tortes, il s'agit du *Campanulo ficarioidei-Festucetum eskiae* (Braun-Blanquet, 1948) et dans les Pyrénées centrales du *Carici-Festucetum eskiae* (Rivas Martinez, 1974) dont le *Carex*, *C. granitica*, est une sous-espèce de *C. sempervirens*. (voir aussi Baudière et al., 1973 — Nègre, 1974 et 1977 — Nègre et Serve, 1979).

L'ensemble de tous ces groupements silicicoles subalpins est susceptible d'évoluer vers le climax à *Pinus uncinata*, et représente donc en partie les termes herbacés des deux séries de cette espèce qui seront décrits avec l'étage subalpin.

γ) Dans l'étage alpin, il faut distinguer ici encore le cas des Pyrénées orientales et centro-orientales, à l'est des massifs de la Maladeta et du Biciberri, et le cas des Pyrénées centrales.

Dans le premier cas, le *Caricion curvulae* alpin est remplacé par l'alliance vicariante *Festucion supinae* dont le groupement principal est le *Hieracio breviscapii-Festucetum supinae* de Braun-Blanquet (1948), que l'on peut considérer comme l'équivalent du *Festucetum halleri* des Alpes du Sud. Comme ce dernier, il cède la place dans l'Alpin supérieur, à partir de 2.500 m. environ, à une association à *Carex curvula*, le *Curvulo-Leontidetum pyrenaicum* que Braun-Blanquet, puis Baudière et Serve (1975) ont décrit des Pyrénées orientales et qui a été retrouvé jusqu'en vallée d'Aure par Chouard.

Dans les Pyrénées centrales par contre, *Carex curvula* existe dans la totalité de l'étage, où le groupement principal est le *Seslerio-Caricetum curvulae* (Rivas Martinez, 1974) avec *Sesleria (Oreochloa) disticha*. Dans la région de Luchon, Nègre (1969) a signalé un *Gentiano alpinae-Caricetum curvulae*.

3) Pelouses calcicoles

Ici encore, et peut-être davantage que pour les pelouses silicicoles, le parallélisme est étroit avec les Alpes (cf. Chouard, 1942-43 - Montserrat et Villar, 1975).

Dans le groupe écologique des pelouses maigres sur sols peu évolués, le *Seslerion variae* des Alpes est remplacé par l'alliance vicariante *Festucion scopariae*, et le *Seslerio-Semperviretum* par un *Festucetum scopariae* qui contient un *Sesleria (S. albicans)* et occasionnellement *Carex sempervirens*. Une association voisine est caractérisée par l'endémique *Saponaria caespitosa*. L'*Elynetum* est remplacé par un *Elyno-Oxytropidetum*. Le *Firmetum* ne semble pas avoir d'équivalent pyrénéen.

Dans le groupe des pelouses sur sols évolués parfois légèrement acides, le *Caricion ferrugineae* des Alpes a pour symétrique pyrénéen un *Primulion intricatae* si voisin qu'on y retrouve, dans les Pyrénées orientales du moins, le *Festuco-Trifolietum thalii* ; les différences deviennent un simple jeu d'écritures.

b) Étage subalpin

Les limites altitudinales en sont : en versant exposé au Nord (ombrée) 1.600-2.000 m., surmontant directement et nettement la Hêtraie ; en versant exposé au Sud (soulane) 1.800-2.400 m., surmontant généralement le Pin sylvestre avec une zone de transition.

Les précipitations semblent être partout supérieures à 2.000 mm sur le versant septentrional de la chaîne, et supérieures à 1.300 mm. sur le versant espagnol, mais toujours avec plus de 130 jours de pluie par an et plus de 10 jours par mois pendant l'été. Des évaluations indirectes, à défaut de postes d'observation suffisants, indiquent que la température doit être comprise entre 0°5 et 3°5.

L'étage subalpin des Pyrénées est beaucoup plus simple que celui des Alpes :

Il comporte beaucoup moins de types de brousses et de landes. Manquent ici en effet l'Aune vert, le Pin mugo, le Rhododendron hirsute ; les *Vaccinium* tiennent une place relativement moins importante, ainsi que le Rhododendron ferrugineux qui se trouve en limite d'aire. Les arbustes subalpins sont représentés surtout par le Genévrier nain et le Raisin d'Ours. Et comme d'autre part les pelouses ont été vues ci-dessus avec l'étage alpin, nous passerons directement à l'exposé des séries.

La structure en séries est elle-même simplifiée : le Subalpin pyrénéen contient pratiquement un seul arbre climacique important, le Pin à crochets, et la Carte de la Végétation de la France, basée sur les travaux de Gaussen, n'y distinguait qu'une seule série. Rivas Martinez (1969) a le premier séparé deux séries du Pin à crochets, l'une

en exposition Nord avec *Rhododendron*, l'autre en exposition Sud avec *Arctostaphylos*. Gruber (1978) divise à son tour la seconde en deux séries, l'une sur calcaire et l'autre sur silice ; il confirme en outre la présence en quelques points d'une série subalpine du Sapin et l'existence, vue par Gaussen, d'un niveau à Bouleau.

L'écologie et la dynamique des pinèdes subalpines ont été étudiées en Cerdagne par Puig (1982).

1) Série subalpine de *Abies alba*

Comme dans les Alpes maritimes et ligures, il s'agit d'une frange supérieure des Sapinières montagnardes qui s'appauvrit en espèces des Hêtraies-Sapinières et s'enrichit en espèces subalpines, dont *Rhododendron ferrugineum* et *Homogyne alpina* : le groupement pyrénéen (*Homogyno-Abietetum* de Gruber) paraît identique au *Rhododendro-Abietetum* décrit antérieurement par Barbero et Bono dans les Alpes (1970) et qu'on peut considérer comme dénommant valablement l'ensemble.

Les groupements frutescents ainsi que les Mégaphorbiaies et les pelouses sont identiques à ceux de la série suivante. Un faciès *abietetosum* de celle-ci (Rivas-Martinez, 1968) constitue d'ailleurs une transition.

La présente série est développée seulement dans le Subalpin inférieur, entre 1.600 et 1.900 m., essentiellement sur roche siliceuse donnant un sol humique, acide, assez profond. A dévaut d'une figuration cartographique permettant d'apprécier les surfaces couvertes, et donc l'importance réelle de la série, il est difficile de dire s'il s'agit d'un simple niveau de transition montagnard-subalpin à l'intérieur des Sapinières, ou bien d'un vicariant de la série subalpine de l'Épicéa occupant la niche écologique de celle-ci à la faveur de l'absence de l'Épicéa dans la chaîne pyrénéenne.

2) Série sciaphile de *Pinus uncinata*

Elle occupe les versants exposés au Nord, dans la totalité de la tranche altitudinale du Subalpin, de 1.600 à 2.300 m. environ. Le climax est une forêt de Pin à crochets

souvent assez dense, recouvrant des landes à *Rhododendron* avec *Vaccinium myrtillus* et plus rarement *V. uliginosum*, *Homogyne alpina*, *Rosa pendulina*, *Sorbus aucuparia*, et les deux endémiques pyrénéennes *Gentiana burseri* et *Hypericum burseri*. Les groupements herbacés appartiennent à divers faciès des pelouses à *Festuca eskia* ou à *Nardus*. Les groupements d'éboulis et de rochers et les groupements hygrophiles sont identiques à ceux de l'étage alpin.

La majeure partie de la série est développée sur les roches siliceuses, qui dominent dans la haute chaîne ; mais elle peut exister aussi sur des substrats calcaires et notamment sur des calcaires dévoniens qui sont alors très lessivés, de sorte que les termes de la série, jusqu'aux pelouses de dégradation, sont presque toujours acidophiles.

Quelques variantes peuvent être distinguées (Rivas-Martinez, 1968 — Gruber, 1978) : à *Betula pubescens* et parfois *B. pendula* dans le Subalpin inférieur, à *Vaccinium uliginosum* dans le Subalpin supérieur, à *Huperzia (Lycopodium) selago* dans les stations les plus exposées, ainsi qu'une Rhodoraie extra-sylvatique à Pin rabougré dans la zone de combat.

3) Série héliophile de *Pinus uncinata*

Elle occupe elle aussi la totalité de l'étage, mais en versant d'exposition Sud et à une altitude un peu supérieure à la précédente, 1.700 à 2.400 m.

Le groupement climacique est un boisement dans lequel les Pins sont toujours plus ou moins clairsemés ; le sol est une rendzine lorsque le substrat est calcaire. La faible densité du couvert arboré favorise l'abondance du sous-bois frutescent où dominent *Arctostaphylos uva-ursi*, *Juniperus alpina* et *J. hemisphaerica*, *Cotoneaster integerrimus* (*Arctostaphylo-Pinetum uncinatae* de Rivas-Martinez, 1968) avec souvent sur silice dans la partie inférieure de l'étage *Sarothamnus purgans* et *Calluna vulgaris* (Baudière et al., 1973).

Les groupements herbacés sont différents selon le substrat. Sur calcaire, ce sont des pelouses xérophiles en gradins du *Festucion*

scopariae et notamment le *Seslerio-Festucetum gautieri*, vicariant du *Seslerio-Semperviretum* alpin. Sur roche siliceuse, ce sont au contraire des pelouses du *Festucion eskiae*, à *Festuca eskia* ou à *F. paniculata*. L'humidité et l'enneigement moins importants qu'en exposition Nord provoquent un lessivage plus faible des sols que dans la série sciaphile, où cette convergence entre les groupements silicicoles et calcicoles se produit beaucoup plus tôt dans la série évolutive.

Les groupements de rochers, d'éboulis et de stations humides sont également différents sur les deux types de substrat, mais dans les deux cas pratiquement identiques à ceux de l'étage alpin et à ceux des Alpes occidentales.

Rappelons que la série héliophile de Rivas-Martinez a été divisée par Gruber en deux séries distinctes, calcicole et silicicole.

Nous terminerons cette brève étude du Subalpin par trois remarques générales.

α) Il est malaisé de dire à quelles séries de l'étage subalpin des Alpes correspondent les séries pyrénéennes, car la situation est beaucoup plus compliquée dans la chaîne alpine. Les équivalences qui ont été suggérées ne sont que des analogies car il n'est pas du tout certain que les conditions continentales de la série du Pin cembro et du Mélèze aient leur équivalent dans la chaîne pyrénéenne.

β) Il faut soigneusement distinguer l'opposition entre "ombrée" et "soulane" (exposition nord et sud) à l'échelle de la vallée, et l'opposition entre versant français et versant espagnol à l'échelle de la chaîne : en Ariège, la lande à *Rhododendron* passe parfois sur les deux versants en raison du climat très humide, et inversement dans les sierras du Sud où le *Rhododendron* fait défaut la lande à *Arctostaphylos* colonise les deux expositions.

γ) L'étage subalpin demanderait des études plus poussées aux deux extrémités de la chaîne. Il existe un Subalpin sans *Pinus uncinata* dans les Pyrénées occidentales, au-delà du Pic d'Anie ; à l'opposé, dans les Pyrénées orientales, il existe certainement à côté du Subalpin typique à Pin, un

Altiméditerranéen comparable à celui de la Haute-Provence (ainsi Baudière et Kupfer, 1968, y ont décrit une association à *Astragalus sempervirens*).

c) Étage montagnard

Il faut étudier séparément chacun des deux versants français et espagnol, tant ils sont différents.

1) Le versant français est orienté vers le Nord et vers les vents océaniques du Golfe de Gascogne. Ces conditions favorisent l'extension d'un étage montagnard humide dans lequel Gaussen (1948) avait distingué trois séries : une série du Hêtre constituant le cas général, une série du Sapin dans les situations les plus arrosées, et inversement une série du Pin sylvestre sur les pentes d'exposition Sud. C'est sur ces bases qu'ont été levées toutes les feuilles pyrénéennes de la Carte de la Végétation de la France, dont le tableau d'assemblage a été indiqué sur la figure XII-1.

La réalité est autrement plus complexe. Les Hêtraies sont très hétérogènes, et Dupias (1975) a montré que l'on y retrouve la diversité écologique classique ailleurs, avec notamment la trilogie des Hêtraies thermocalcicoles, acidophiles et eutrophes ; celles-ci difficiles à séparer des Hêtraies-Sapinières.

L'orientation et l'analogie climatique pourraient suggérer une comparaison avec les Préalpes nord-orientales. Malgré la place privilégiée que tient dans les deux cas le complexe des Hêtraies, la situation est pourtant différente. A la prédominance des Hêtraies calcicoles des Préalpes s'oppose l'équilibre pyrénéen entre les trois grands types écologiques. Si les relations entre Hêtraies et Hêtraies-Sapinières sont du même type dans les deux chaînes, par contre l'absence d'Épicéa spontané dans les Pyrénées change très profondément le paysage végétal de la moyenne montagne. Enfin il y existe une véritable série climacique du Pin sylvestre, et non pas seulement comme en Bavière et en Haute-Autriche des peuplements édaphiques de cette même espèce.

La végétation forestière de l'étage montagnard n'a été étudiée en détail que

dans les Pyrénées centrales, par Nègre dans le bassin de l'One (1972).

2) Le versant espagnol est jusqu'ici moins bien connu. C'est le Pin sylvestre qui y domine largement et qui relègue le Hêtre sur les pentes exposées au Nord, et d'ailleurs sur une partie seulement d'entre elles. A leur tour, les Pinèdes sont hétérogènes ; mais les analyses qui en ont été faites sont encore loin de présenter la précision qui serait souhaitable pour une comparaison valable avec les Pinèdes sylvestres des Alpes du Sud, par exemple pour évaluer la part relative des types mésophiles probablement dominants et des types xérophiles certainement favorisés par les influences continentales du centre du versant espagnol.

L'étage montagnard des Sierras du Sud tend progressivement vers celui des chaînes centro-ibériques, mais appartiendrait encore, d'après Rivas-Martínez, à un type franchement pyrénéen.

3) La végétation de l'étage montagnard des deux versants est si différente, et les deux types si nettement séparés par le Subalpin et l'Alpin de la haute chaîne, qu'on pourrait penser que la zone intra-alpine n'a aucun équivalent dans les Pyrénées.

Toutefois j'ai été conduit (Ozenda, 1981 et 1982) à proposer de distinguer dans les Pyrénées, sinon une zone interne aussi xérique que celle des Alpes, du moins un équivalent de la zone intermédiaire, c'est-à-dire des *Zwischenalpen*. Ainsi en Cerdagne, à une altitude qui est celle de l'étage montagnard, dominant des Pinèdes qui rappellent celles de la série intra-alpine du Pin sylvestre ; dans les vallées des Noguères, Gruber a récemment décrit des Sapinières qui paraissent constituer une véritable série interne du Sapin. Mais à la différence des Alpes, on ne retrouve pas un axe encadré par deux bandes périphériques humides ; la succession Nord-Sud comprend bien trois zones, mais ce sont ici les Pré-Pyrénées septentrionales humides, la zone "interne" et les Pré-Pyrénées méridionales subméditerranéennes ; c'est-à-dire qu'il faut

admettre un contact direct entre une zone interne et un complexe méditerranéen.

Or, il y a au moins un exemple dans les Alpes d'un tel contact direct. Il se trouve dans l'Est des Alpes maritimes françaises (arrière-pays niçois), où la zone interne perce l'auréole préalpine et vient au contact des étages supra- et mésoméditerranéens. On peut alors essayer d'utiliser la Carte de la Végétation de la France à 1/200.000 pour pousser plus loin cette hypothèse par une comparaison détaillée des feuilles NICE (Ozenda, 1962) et FOIX (Gausson, 1964), facilitée par le fait que l'orientation générale de la chaîne est Est-Ouest dans les deux feuilles ; on y voit alors, dans les deux cas :

- un versant Nord à Hêtraie hygrophile ou à Hêtraie-Sapinière ;
- un *Abietetum* dans les vallées moyennes du versant Sud ;
- localement des Pinèdes xérophiles sur silice qui, dans les Pyrénées, ressemblent à celles du *Deschampsio-Pinetum* des Alpes ;
- une remontée exceptionnelle des limites d'étage dans certaines vallées des Pyrénées espagnoles, rappelant les remontées qui s'observent dans les Alpes maritimes où l'Olivier peut dépasser l'altitude de 600 m.

Entre les deux régions l'échelle géographique des phénomènes est à peu près la même : l'altitude de la haute chaîne est comparable, et la poche interne a des dimensions analogues, un peu plus étendue cependant sur la feuille de Foix que sur celle de Nice. Cette poche comprendrait dans les Pyrénées le Haut Val d'Aran, les hauts bassins de la Noguera et du Rio Segre, l'Andorre et la Cerdagne (fig. XII-5). Mais il resterait beaucoup à faire pour préciser la biogéographie de cette zone et pour rechercher si d'autres régions comparables se trouvent dans le reste de la chaîne pyrénéenne.

De toute façon, la zone intra-pyrénéenne n'est comparable, dans l'échelle des niveaux de continentalité, qu'aux Alpes intermédiaires tout au plus, et l'angle de Gams ne paraît excéder nulle part 55°.

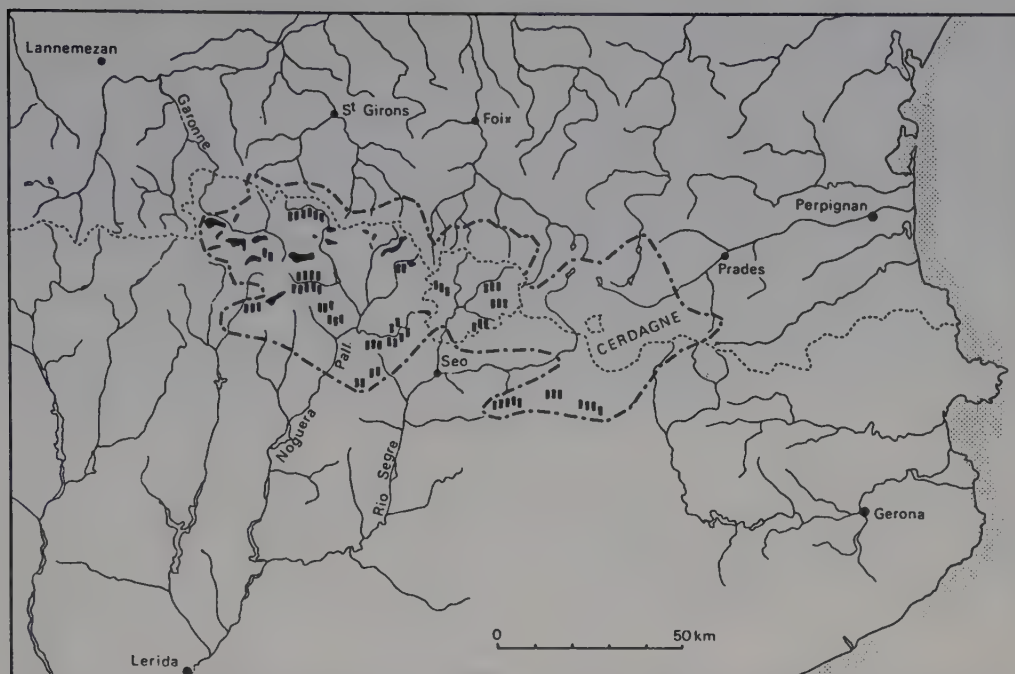


Fig.XII-5. Existence d'un axe intra-pyrénéen (d'après Ozenda, 1981). La zone intra-pyrénéenne proposée est entourée d'un tiret épais (en tirets légers, les frontières de la France, de l'Espagne et de l'Andorre). Les taches noires indiquent les principaux massifs de Sapinières internes pures, en dehors de l'aire du Hêtre, et les barres verticales les principales Sapinières mixtes internes (ordinairement associées au Pin sylvestre ou au Pin à crochets).

d) Étages inférieurs (collinéen et supraméditerranéen ; méditerranéen)

Au-dessous de l'étage montagnard, les choses se compliquent car la végétation de basse altitude est aussi différente d'un secteur à l'autre que peuvent l'être les végétations des différents avant-pays entourant la chaîne.

1) Les Pyrénées orientales

La disposition des étages inférieurs est analogue à celle des Alpes maritimes, mais en plus simple. Il n'y a pas de Thermoméditerranéen ni de série du Pin d'Alep, ni bien entendu d'Ostrya. Le schéma typique de cette région est bien représenté dans la feuille de Perpignan de la Carte de la Végétation de la France (Gaussen, 1948).

L'étage mésoméditerranéen se partage en deux types :

— sur silice, une série du Chêne-Liège qui, à la différence de la Provence où elle est complètement séparée des contreforts alpins, appartient ici nettement à la chaîne, dont les premiers reliefs descendent jusqu'à la Méditerranée ;

— sur calcaire, une série du Chêne vert, très morcelée par les cultures et qui localement est remplacée par une série méditerranéenne du Chêne pubescent.

L'étage supraméditerranéen est représenté par une série unique du Chêne pubescent, avec Buxus et présence sporadique de Pin de Salzmann.

Vers le Sud, cette ensemble méso- et supraméditerranéen borde les Pyrénées orientales espagnoles et se raccorde progressivement à la végétation des Préalpes aragonaises. Le Thermoméditerranéen, qui apparaît sur la côte au niveau de Barcelone, se cantonne dans le massif catalan, dont la position géographique par rapport à la chaîne

pyrénéenne rappelle un peu celle des Maures et de l'Estérel par rapport aux Alpes.

Vers le Nord-Ouest, c'est-à-dire sur le versant français, le Mésoméditerranéen encore bien développé dans le Nord des Pyrénées orientales s'appauvrit très vite et ne pénètre pas en Ariège. Mais la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent se prolonge assez loin vers l'Ouest, à la faveur des collines calcaires des Petites Pyrénées, jusqu'au-delà de Montréjeau, où elle s'intrique avec le Collinéen atlantique dans les vallées qui dissèquent en éventail le plateau de Lannemezan.

2) Le front septentrional

Le long des Pyrénées centrales et des Pyrénées occidentales jusqu'au Béarn, la chaîne est bordée par un Collinéen de type atlantique-aquitain où alternent essentiellement les deux séries du Chêne sessiliflore (*Quercus petraea*) sur les terrains acides et du Chêne pédonculé (*Qu. robur*) sur les sols argileux profonds. Le Chêne tauzin (*Qu. pyrenaica*) est infiltré un peu partout.

3) Le Collinéen basque

La très forte pluviosité et les sols acides déterminent le passage du type aquitain précédent à une végétation eu-atlantique où le Chêne-liège reparaît même localement, et qui passe en altitude à des landes à Éricacées et à *Pteridium*, puis à la Hêtraie à une altitude relativement basse. Se reporter en particulier aux travaux de Allorge et Jovet, et pour la région de la Haute Sioule à Vanden-Berghen (1968 et 1969).

4) Le versant espagnol

Mises à part ses deux extrémités basque et catalane évoquées ci-dessus, ce versant est de caractère subméditerranéen-continental et sa végétation collinéenne passe vers le Sud à celle du Bassin de l'Ebre. *Quercus ilex* et *Qu. pubescens* sont ici remplacées par les deux espèces voisines *Quercus rotundifolia* et *Qu. valentina*. C'est le synclinal de l'Aragon, plus que le Bassin de l'Ebre lui-même, que l'on peut considérer comme la limite Sud de ce Collinéen, et ici encore se pose la question de l'appartenance des Sierras méridionales à la chaîne pyrénéenne.

4 — ESSAI DE SYNTHÈSE

Nous terminerons cette étude rapide de la végétation des Pyrénées par deux figures synthétiques. La première (fig. XII-6), est une coupe schématique donnant la disposition des étages et des principales séries, mais qui est évidemment loin de traduire la réalité très complexe de l'ensemble de la chaîne. La seconde (fig. XII-7), est un essai de division des Pyrénées en secteurs, comme cela a été fait plus haut pour la chaîne des Alpes ; mais cette division ne peut être que provisoire et très approximative.

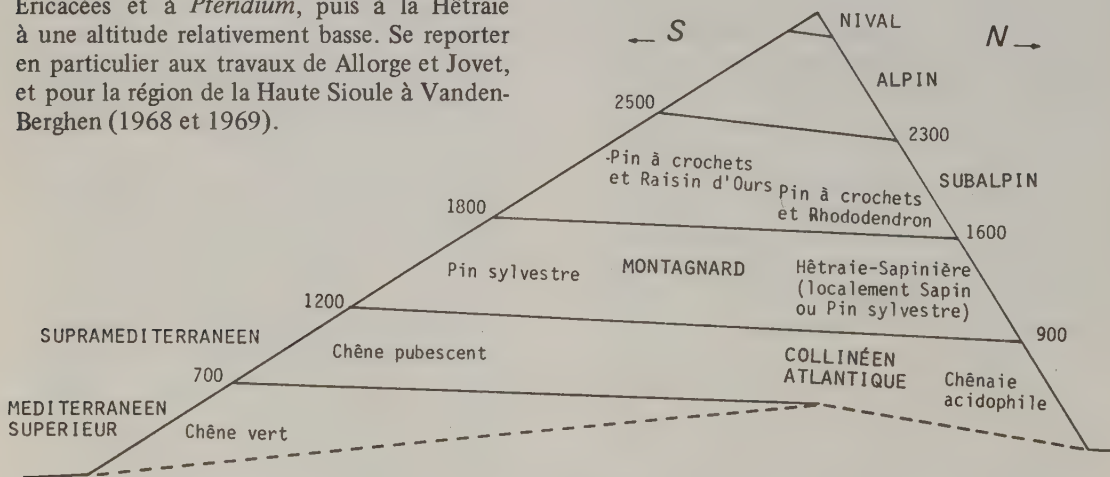


Fig. XII-6. Disposition schématique des étages de végétation et de leurs principales formations dans une coupe à travers les Pyrénées centrales.

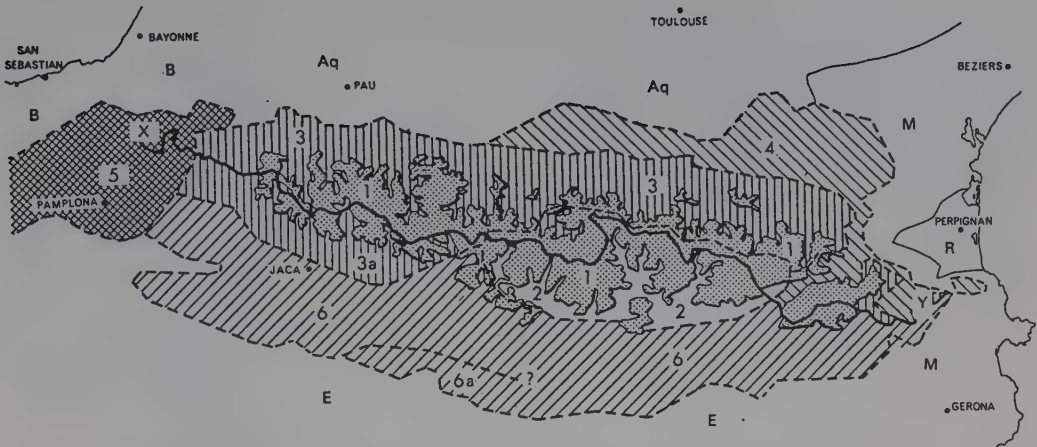


Fig. XII-7. Esquisse d'une division en secteurs de la chaîne pyrénéenne. 1 (en pointillés), secteur axial, correspond aux étages subalpin (à Pin à crochets) et alpin; A-B ligne de faite principale de la chaîne; 2, secteur continental intra-pyrénéen; 3, secteur atlantique du versant nord; 3a, secteur atlantique de Navarre; 4, secteur subméditerranéen des Pyrénées orientales et ariégeoises; 5, secteur des Pyrénées basques; 6, secteur des Pyrénées méditerranéo-continentales espagnoles; 6a, sous-secteur des Sierras du sud; B, avant-pays basque; Aq, avant-pays aquitain; M, région méditerranéenne; R, plaine du Roussillon; E, avant-pays du bassin de l'Ebre.

Un point particulier mérite quelque attention : c'est celui de la limite entre la chaîne pyrénéenne et son prolongement cantabrique. Dans la mesure où le modèle alpin dont nous essayons de tester l'application aux Pyrénées comporte notamment un étage subalpin dominé par le Pin à crochets et un étage montagnard à Hêtraies-Sapinières, la limite occidentale des deux espèces forestières *Pinus uncinata* et *Abies alba* constitue un critère important pour la séparation entre les Pyrénées et la chaîne cantabrique. La limite de ces deux espèces se situe dans la même région, là où l'altitude de la ligne de faite de la chaîne s'abaisse au-dessous de 2.000 m., c'est-à-dire dans la région des Pics d'Anie et d'Orhy (fig. XII-8). C'est aussi dans ce secteur que se trouve la limite occidentale du Rhododendron, de l'Elyna et d'un certain nombre d'autres espèces des niveaux subalpin et alpin (Gaussen, 1956).

En conclusion, on peut dire que la structure de la végétation de la chaîne pyrénéenne peut s'interpréter d'une manière très satisfaisante en utilisant un modèle de type alpin mais simplifié, sauf très probablement pour une grande partie du versant

espagnol dont les affinités paraissent très étroites avec les montagnes centro-ibériques.

Cette application de données tirées des Alpes peut sembler discutable dans la mesure où les Pyrénées ont une incontestable originalité et à vouloir comparer trop étroitement les deux chaînes on risque, comme le disait un géographe pyrénéen, de "contaminer l'étude des Pyrénées par le modèle alpin". Mais c'est peut-être ici le lieu de rappeler qu'en réalité ce que nous appelons "modèle alpin", tout au moins sous la forme que nous lui avons donnée dans l'étude des Alpes occidentales, n'était autre à l'origine que le modèle pyrénéen qui a été progressivement compliqué pour tenir compte de la situation plus variée des Alpes et de l'existence d'un nombre de séries beaucoup plus important. Les auteurs pyrénéens n'ayant pas jusqu'ici proposé de schéma général qui, à la suite des travaux de Gaussen sur la moitié orientale de la chaîne pyrénéenne, pourrait rendre compte de la totalité de celle-ci, il a été évidemment tentant de voir ce que donne, en attendant, l'application du modèle alpin.

De toute façon, il est en Europe peu d'exemples de chaînes aussi semblables

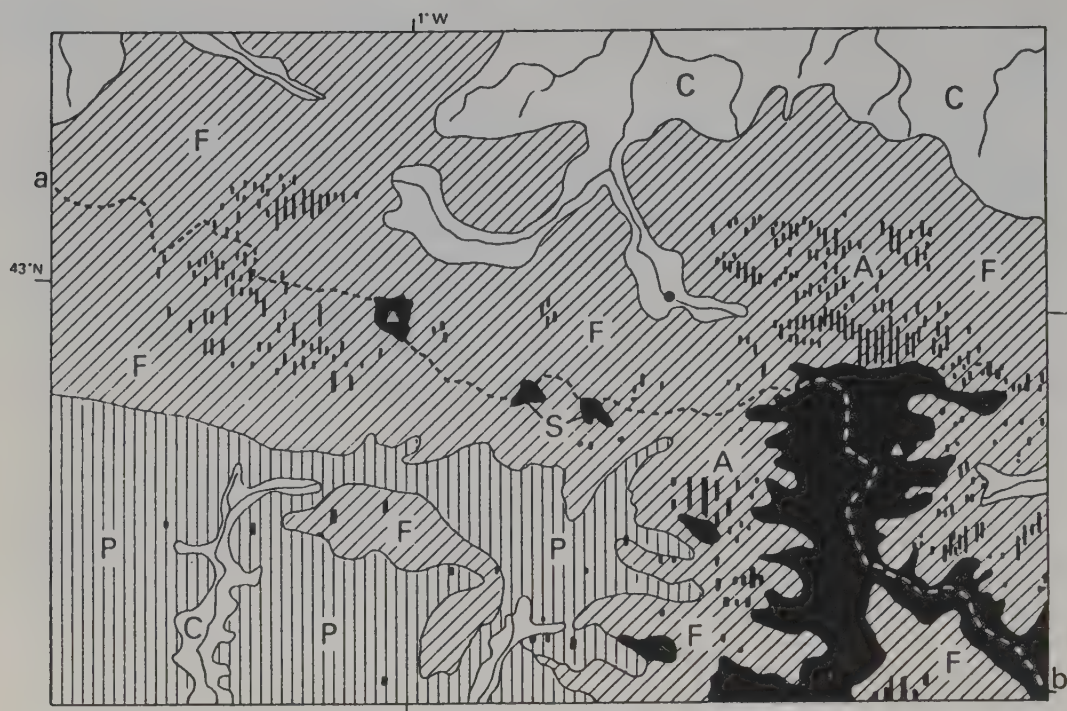


Fig.XII-8. Limites entre la chaîne pyrénéenne proprement dite et son prolongement basque-cantabrique. La zone représentée se situe aux environs du méridien 1° ouest. En noir, l'étage subalpin, encore continu à l'Est, mais qui se résout vers l'Ouest en flots dont le plus occidental correspond au Pic d'Anie. En hachures obliques, l'étage montagnard humide occupé essentiellement par des Hêtraies (F) et localement par des Sapinières (A, en traits verticaux) dont la limite occidentale se situe peu à l'Ouest du Pic d'Anie.

En hachures verticales, l'étage montagnard sec du versant espagnol, dominé par le Pin sylvestre, P. - C, étage collinéen. La ligne a-b correspond à la crête principale et à la frontière franco-espagnole.

que les Alpes et les Pyrénées ; repousser l'idée de transférer de l'une à l'autre des données synthétiques reviendrait à rejeter

categoriquement et par principe l'idée même d'une possibilité de comparaison entre chaînes.

B — Les Carpates

La végétation des Carpates est assez peu différente de celle des Alpes. En particulier les grandes espèces forestières sont les mêmes : les orientales ou balkaniques n'atteignent pas, ou exceptionnellement, les Carpates.

La chaîne se présente, comme les Alpes, sous forme d'un grand arc avec d'importantes différences de latitude ; elle a 1.200 km de

long, mais elle est deux fois plus étroite et deux fois moins haute que les Alpes.

L'arc carpatique est ordinairement divisé longitudinalement en **trois segments** : les Carpates du Nord avec le massif culminant des Tatras (2.680 m.), les Carpates de l'Ouest et les Carpates du Sud, ces dernières dites encore Alpes de Transylvanie et dépassant légèrement 2.500 m.

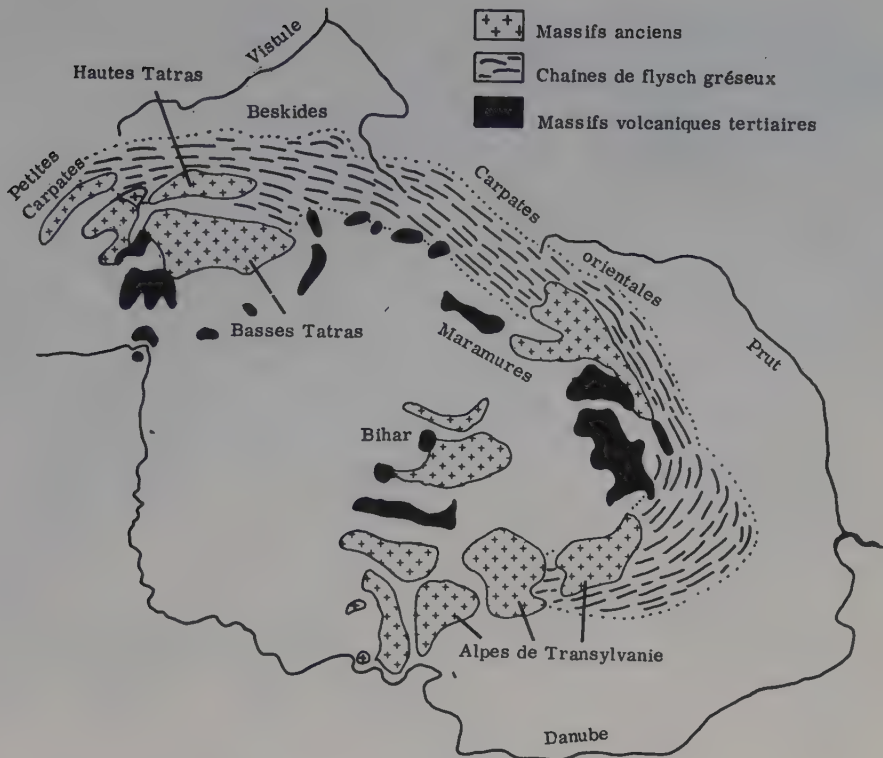


Fig.XII-9. Structure lithologique des Carpates (d'après De Martonne, très modifié).

La structure géologique (fig. XII-9) est très différente de celle des Alpes et complètement dissymétrique. Le bord externe est occupé dans toute sa longueur par des massifs périphériques gréseux (tandis que les Préalpes sont calcaires), dénommés "Beskides" dans le Nord. Ils sont doublés vers l'intérieur de l'arc de massifs siliceux formant les plus hauts reliefs et qui sont en grande partie granitiques, tandis que dans les plus internes les formations volcaniques tiennent une place importante.

La position géographique est plus septentrionale que celle des Alpes (2° de latitude en moyenne) ; le climat est, à latitude et altitude égales, un peu plus froid ; dans le Sud il n'y a rien de comparable aux Alpes subméditerranéennes.

La structure et la disposition des étages de végétation sont sensiblement plus simples que dans les Alpes (fig. XII-10). L'essentiel de la chaîne est occupé, comme dans l'arc

hercynien, par un vaste complexe montagnard de Hêtraies et de Hêtraies-Sapinières, avec une participation importante de l'Épicéa dans le Montagnard supérieur. La largeur de cette bande continue de Hêtraies varie entre 40 et 100 km (y compris les enclaves formées par les étages supérieurs) ; cette relative minceur entraîne l'absence d'axe montagnard interne mais on peut cependant reconnaître un bassin interne entre les grandes et les petites Tatras, seule région d'ailleurs où le Mélèze est présent. Ce Montagnard à Hêtre est entouré d'une ceinture de Collinéen à Charme, relativement étroite sur le bord externe de l'arc, mais s'étalant au centre en occupant la plus grande partie du plateau qui sépare la chaîne principale du massif du Bihar.

L'étage subalpin est discontinu, formant des îlots importants dans les Carpates du Nord et du Sud et une bande longitudinale dans les Carpates orientales ; il est représenté essentiellement par des Pessières et, plus

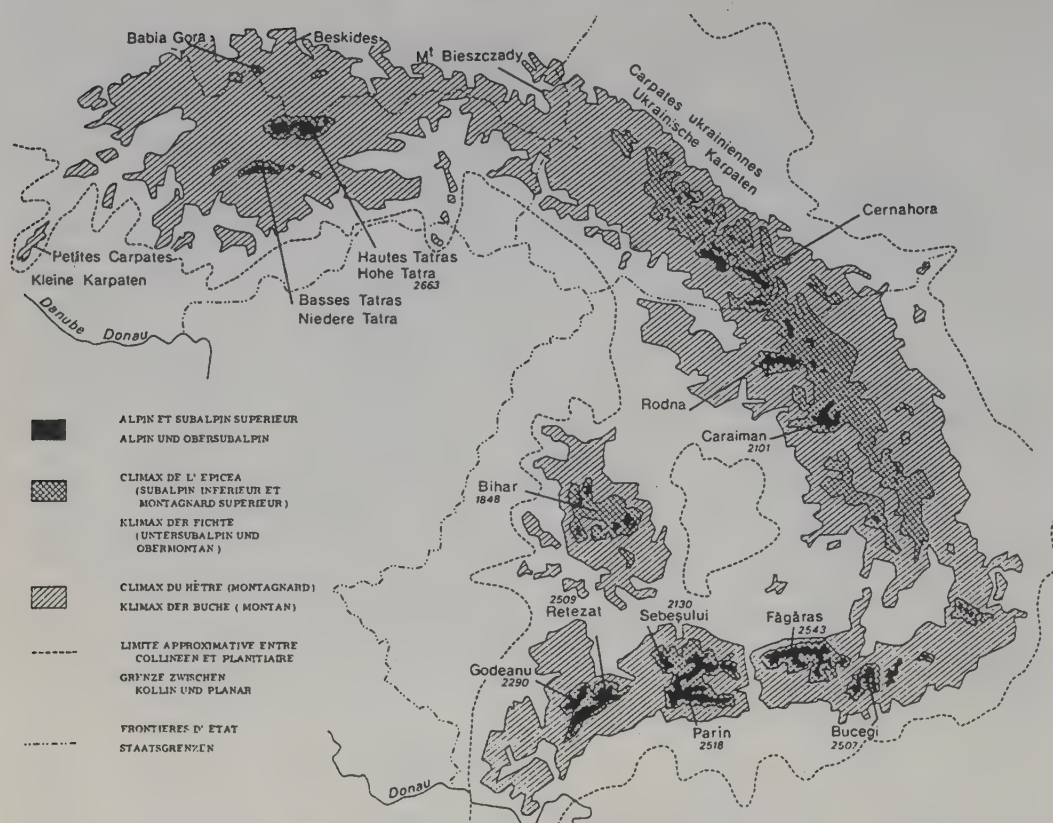


Fig.XII-10. Etages de végétation de la chaîne des Carpathes (adapté d'après la carte au deux-millionième de la végétation des pays danubiens, Niklefeld et al). Notez que la définition des unités de cette carte ne correspond pas exactement aux étages de végétation considérés dans ce volume: le Subalpin supérieur à Pin mugo est réuni à l'Alpin, et la ceinture de l'Epicéa distinguée par les auteurs regroupe les niveaux que nous considérons comme Subalpin inférieur et Montagnard supérieur.

localement ou à sa partie supérieure, par des brousses de Pin mugo. L'étage alpin ne forme que des taches d'étendue relativement modeste mais de composition assez riche ; l'Alpin supérieur et le Nival font défaut.

On peut estimer la surface de l'étage montagnard à 70.000 km² environ, celle du Subalpin à 15.000 km², celle de l'Alpin à 1.000 km² seulement. L'étage collinéen est, lui, difficile à délimiter par rapport à un avant-pays parfois élevé.

1 — LA FLORE

Elle est relativement moins riche que celle de la chaîne alpine. Par extrapolation de dénombrements partiels portant sur quelques groupes, on peut l'évaluer à 3.500 espèces environ.

L'endémisme a fait l'objet d'une étude détaillée de Pawlowski (1970). Il est numériquement environ trois fois plus faible que dans les Alpes ; cette moins grande richesse serait due, d'après cet auteur, d'une part à un moins grand développement des étages de haute altitude et d'autre part à la rareté relative des substrats calcaires et des groupements rupicoles.

	Alpes	Carpathes
Nombre total d'espèces endémiques et subendémiques de la chaîne	452	146
Dont endémiques strictes	383	116
Dont appartenant à des taxons supraspécifiques	33	11

Bien que les massifs les plus élevés se situent dans le Nord, c'est la partie roumaine de la chaîne qui est la plus riche :

	Endémiques seules	Endémiques et subendémiques
Pancarpatiques	12	25
Occidentales	19	28
Orientales	85	93

En ce qui concerne la distribution altitudinale, les endémiques carpatiques sont moins orophiles que celles des Alpes.

Proportion d'espèces	Alpes	Carpates
— de basse altitude	19 %	31 %
— de moyenne altitude ou à large distribution	21 %	26 %
— orophytes exclusives	60 %	43 %

2 — ÉTABLISSEMENT D'UN MODÈLE DE BASE DES ÉTAGES

Les descriptions données par différents auteurs pour les divers massifs carpatiques présentent de nombreuses analogies ; on peut prendre comme point de départ par exemple un schéma d'ensemble que donnent Zarzicky et Glowacinski (1970, in Ralska-Jasiewiczowa, 1972) et qui se trouve reproduit ici (fig. XII-11A). Deux étages montagnards y figurent correspondant aux deux tranches altitudinales physionomiquement dominées par les Hêtraies et les Pessières (zones II et III), ce qui équivaut sensiblement à l'ancienne division, longtemps admise par les auteurs alpins, entre un étage des feuillus et un étage des Conifères. Au-dessus, un étage dit "du Pin de montagne" correspond à celui du Pin mugo.

La figure XII-11B propose ici une interprétation un peu différente. L'examen des descriptions des auteurs, et notamment des travaux de Borhidi (1971) sur les Carpates

orientales, font apparaître que l'étage de l'Épicéa est hétérogène, que sa base représente un niveau montagnard enrichi en cette espèce, mais en continuité avec les Hêtraies, et que seule la partie supérieure de la ceinture d'Épicéa représente la véritable Pessière subalpine. D'autre part, l'apparence d'abaissement des limites d'étages dans la partie centrale de la chaîne, qui semble ressortir du schéma de Zarzicky et Glowacinski, est en réalité un artefact dû à l'ordre adopté par ces auteurs dans la disposition relative des différents massifs ; mais en rangeant ceux-ci dans un ordre qui tient compte de leur latitude, nous obtenons alors une disposition des étages sensiblement plus homogène, avec une translation positive des limites altitudinales, du Nord au Sud, dont la valeur correspond au gradient général de 100 m. environ d'élévation pour un déplacement d'un degré de latitude vers le Sud. C'est à partir de ce nouveau modèle (fig. XII-11B) que nous allons maintenant essayer de revoir, pour les interpréter d'une manière homogène, les descriptions que l'on trouve dans la littérature pour les différents massifs.

3 — LES CARPATES DU NORD (POLOGNE ET SLOVAQUIE)

L'étagement typique peut être déduit de la description détaillée que donne Wojterski (1978) pour le massif de Babia-Gora, qui se situe dans les Beskides occidentales en territoire polonais, et culmine à 1.725 m. Il est constitué de flysch gréseux.

Un socle de Collinéen, formé essentiellement de diverses associations du *Tilio-Carpinetum* avec prairies à *Arrhenatherum elatius*, est surmonté d'un "étage montagnard inférieur" constitué pour partie d'une Hêtraie à *Dentaria* (*Dentario glandulosae-Fagetum*), avec trois sous-associations qui s'étagent jusqu'à 1.100 m. environ, et d'une Hêtraie-Sapinière (*Abieti-Fagetum montanum*) montant localement jusqu'à 1.200 m. et dans laquelle les espèces des Fagetalia sont nettement dominantes.

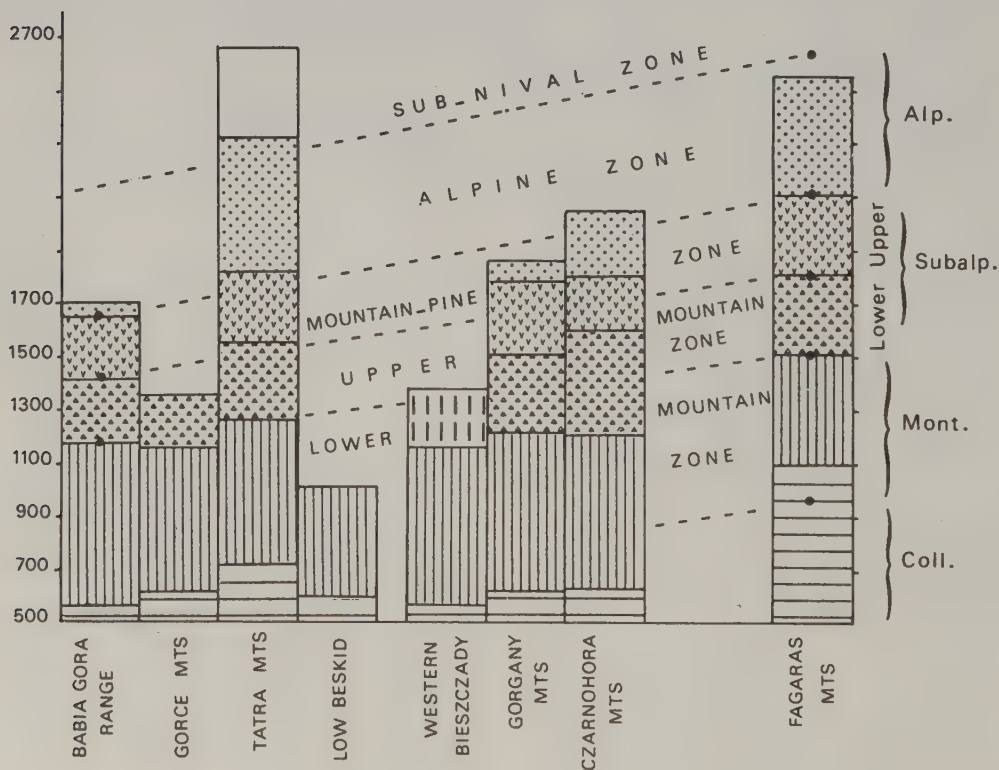
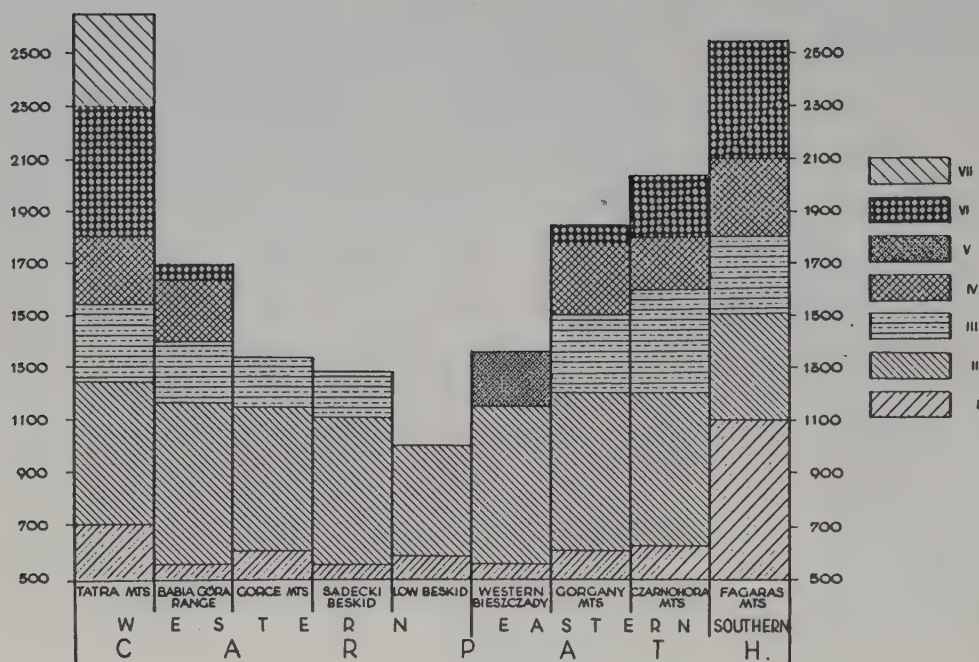


Fig.XII-11. Tableau comparatif entre les descriptions des étages de végétation des auteurs polonais et les divisions proposées ici par généralisation du modèle alpin.

En haut, les étages selon Zarzycki et Glowacinski, 1970, in Ralska-Jasiewiczowa, 1972: I, avant-pays (Foreland zone); II, Etage montagnard inférieur (Lower mountain zone); III, Etage montagnard supérieur (Upper mountain zone); IV, Etage du Pin mugo (Mountain-pine zone); V, Etage de prairies subalpines (dans les Bieszczady seulement) (sub-alpine meadow zone); VI, Etage alpin (Alpine zone); VII, Etage nival (Sub-nival zone). En bas, les mêmes colonnes mais classées suivant la latitude des massifs; les étages de végétation, pour lesquels on a conservé au centre de la figure les notations originales des auteurs polonais, s'élèvent du nord au sud en fonction de la latitude. A droite de la figure les limites et dénominations d'étages correspondant à la nomenclature des Alpes.

Au-dessus vient un étage considéré par l'auteur comme montagnard supérieur (Upper Forest Belt), et qui paraît plutôt représenter l'équivalent de la série subalpine de l'Épicéa dans les Alpes : il est occupé par une association dite *Piceetum excelsae carpaticum*, avec trois sous-associations, *typicum*, *athyrietosum* et *myrtilletosum*, la troisième à la partie supérieure ; il comporte un peu de Sapin dans sa base et un niveau à *Sorbus aucuparia* var. *glabrata* à son sommet. Les limites altitudinales de ce Subalpin inférieur se situent en ubac entre 1.100 et 1.350 m., en adret entre 1.200 et 1.400 m., ce qui, compte tenu de la différence de latitude avec les Alpes, correspond bien à la situation altitudinale du Subalpin inférieur.

On peut rapporter à un Subalpin supérieur l'horizon à Pin mugo, dit ici *Pinetum mughi carpaticum*, avec deux formes, l'une silicicole à *Vaccinium* et l'autre calcicole à hautes herbes. Elles s'intriquent avec des pelouses à Fétuque (*Festucetum versicoloris babiogorensis*) et à *Calamagrostis villosa*.

L'altitude du massif ne permet pas la présence d'un étage alpin et les pelouses décrites comme alpines sont en fait des formations liées à un effet de crête ou à des combes à neige : *Trifidi-Supinetum* à *Festuca supina*, *Deschampsio-Luzuletum*.

Dans les étages montagnard et subalpin inférieur, l'espace non forestier est occupé

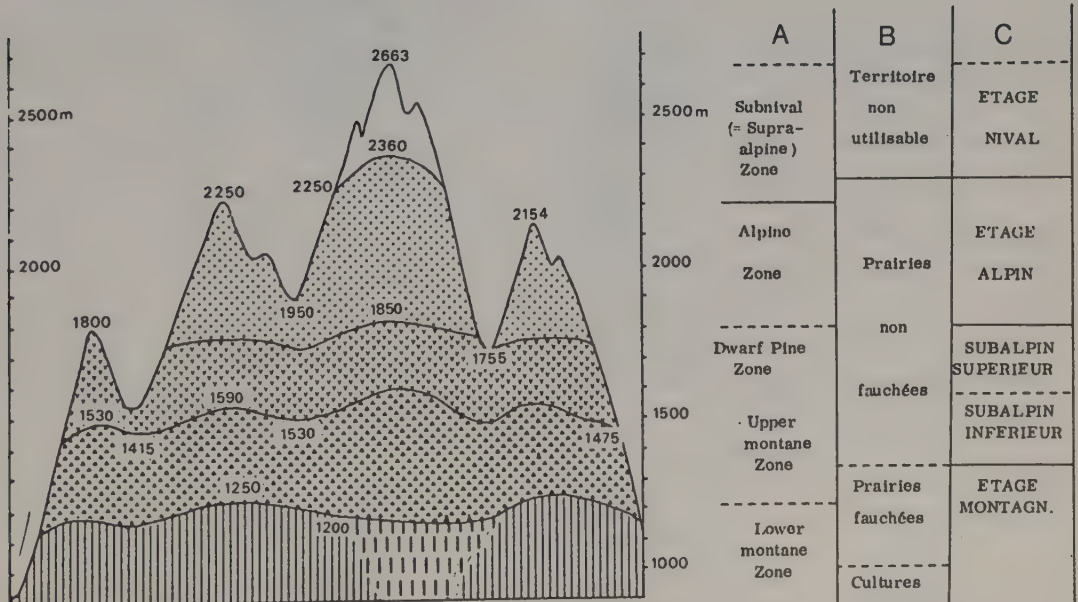


Fig.XII-12. Etagement de la végétation dans le massif des hautes Tatras. A gauche, figure de Pawlowski, in Wojterski, 1978; A, étagement proposé par ces auteurs; B, utilisation par l'homme des différents niveaux. C, nomenclature proposée ici en fonction de la comparaison avec les Alpes.

par une prairie à *Gladiolus imbricatus* et *Agrostis tenuis* (*Gladiolo-Agrostidetum*) qui est une race géographique du *Trisetetum*, et où l'altitude différencie des sous-associations.

L'étagement décrit dans la partie polonaise des Grandes Tatras par Balcerkiewicz (in Wojterski, 1978) (fig. XII-12) se prolonge sans modifications dans la partie slovaque de ce même massif et dans les Basses Tatras, où il a été étudié par Sillinger. Deux points cependant méritent une attention particulière.

— Le développement de l'étage alpin. Du fait de la structure géologique, seul l'Alpin sur silice est bien représenté. On y retrouve (fig. XII-13) l'essentiel des groupements connus de cet étage dans les Alpes et les Pyrénées : les alliances phytosociologiques sont identiques ou presque, les associations sont également identiques ou représentées par des races vicariantes voisines. On notera l'absence du *Curvuletum* et son remplacement

par un *Trifido-Distichetum* à *Juncus trifidus* et *Oreochloa disticha*.

— La présence d'une zone interne limitée (fig. XII-14). La relative étroitesse de l'arc carpatique, qui n'excède guère une centaine de kilomètres d'épaisseur, et l'altitude modeste de ses reliefs périphériques excluent dans la plus grande partie de la chaîne l'existence d'un véritable axe interne, sauf précisément dans la partie la plus large et la plus élevée, c'est-à-dire les Tatras. La présence du Mélèze et du Pin cembro dans cette région est déjà un indice, bien que ces arbres soient en Europe centrale des indicateurs de continentalité moins évidents que dans les Alpes occidentales. Mais la récente carte à 1/500.000 de la végétation de Slovaquie (Michalko et al., 1980) confirme l'existence, entre les deux massifs des Hautes et Basses Tatras, dans le bassin de la rivière Proprad, d'une zone de 100 x 20 km environ où le climax de l'étage montagnard n'est pas, comme dans tout le reste des Carpates, le

EBOULIS - SCHOTTER

Androcasion alpinae	:	Oxyrieto-Saxifragetum carpaticae
Festucion pictae	:	Luzuletum spadiceae tatricum, Festucetum pictae

COMBES A NEIGE - SCHNEETÄLCHEN

Salicion herbaceae	:	Polytrichetum sexangularis tatricum, Salicetum herbaceae tatricum
--------------------	---	--

GROUPEMENTS FONTINAUX - QUELLFLUREN

Cardamino-Montion	:	Cratoneuro-Saxifragetum aizoidis, Epilobio-Cratoneuretum filicini, etc..
-------------------	---	---

MARAIS ACIDES - SAURE SÜMPFE

Drepanocladion exannulati	:	Drepanocladetum exannulati
Sphagnion fusci	:	Eriophoretum vaginati tatricum, Sphagneto-Caricetum pauciflorae tatricum, etc..

LANDINES - WINDXPONIERTE ZWERGSTRAUCHHEIDEN

Loiseleurio-Vaccinietum	:	Cetrario-Vaccinietum uliginosi tatricum, Myrtillo-Avenastretum versicoloris
-------------------------	---	--

PELOUSES ACIDOPHILES - RASEN AUF SAUREN BÖDEN

Juncion trifidi tatrense	:	Seslerietum distichae (= Trifideto-Distichetum tatricum), Agrostidetum rupestris subnivale
Festucion versicoloris	:	Festucetum versicoloris graniticum, Salicetum retusae kitaibeliandae

Fig. XII-13. Principaux groupements végétaux de l'étage alpin sur silice dans les Hautes Tatras. (D'après divers auteurs slovaques).

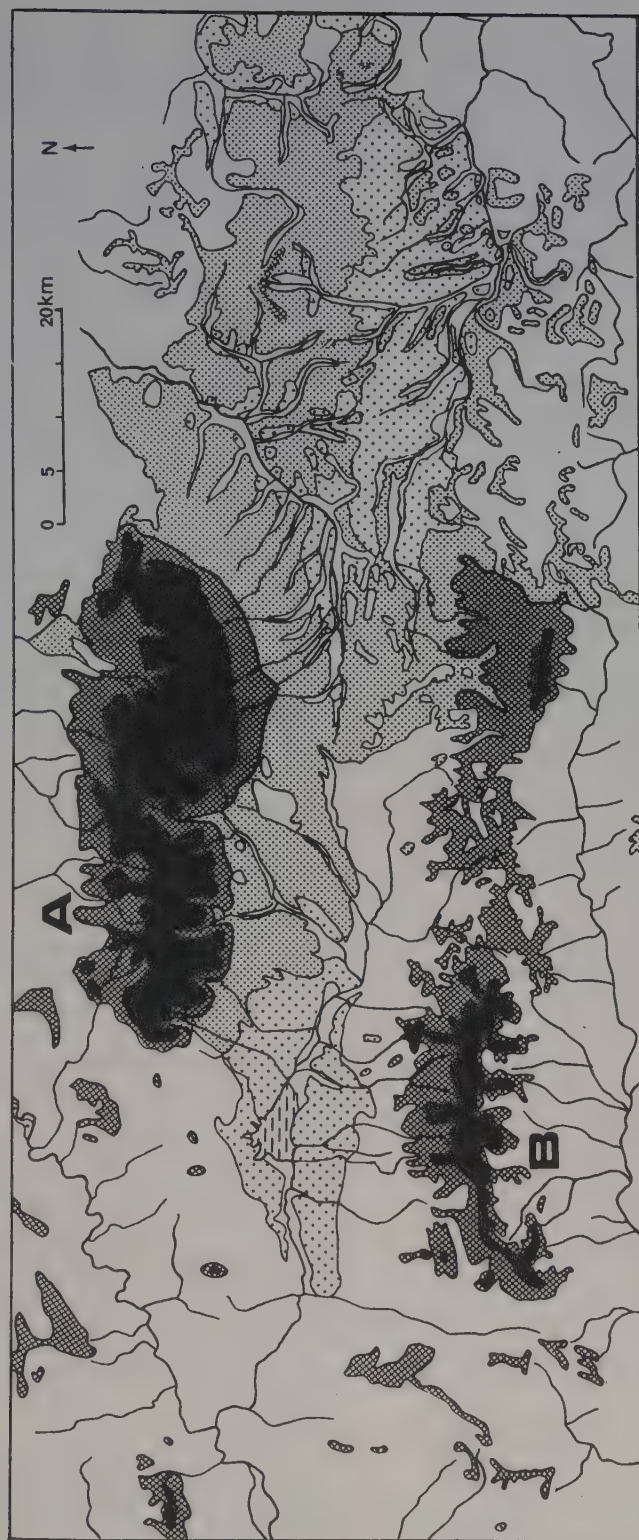


Fig.XII-14. Zones de continentalité des Tatras (d'après Ozenda, 1981, interprétation d'après la carte de la végétation de la Slovaquie à 1/500 000 de Michalko et coll., 1980). A et B, massifs des Hautes et Basses Tatras, respectivement; les étages alpin et subalpin supérieur (ce dernier correspond au Pin mugo) sont figurés en noir; le Subalpin inférieur (Piceetum subalpinum) en quadrillé. Le bassin interne continental est matérialisé ici par la présence dans les étages montagnard et collinéen d'une vaste zone qui appartient au climax de l'Epicea et qui forme une enclave à l'intérieur du climax général de la région représentée par les Hêtraies: en pointillés serrés, le Piceetum montagnard (en partie Abieti-Piceetum); en pointillés lâches, le Tilio cordatae-Piceetum collinéen; en blanc, les Hêtraies).

Hêtre (ou du moins une Hêtraie mixte), mais ici une formation à Épicéa presque pur. Celle-ci est peut-être difficile à délimiter dans sa partie supérieure par rapport à la Pessière subalpine ; mais elle descend dans des niveaux d'altitude appartenant incontestablement à l'étage montagnard (*Piceetum montanum* ?) et probablement aussi au sommet de l'étage collinéen (*Tilio cordatae-Piceetum*).

4 — LES CARPATES NORD-ORIENTALES

A la charnière entre les Carpates du Nord-Ouest dont il vient d'être question et les Carpates orientales, la chaîne s'abaisse et se rétrécit, et n'est constituée que de massifs relativement modestes formant les **Beskides de l'Est**. Une étude régionale a été réalisée par Ralska-Jasiewiczowa (1972) dans les monts Bieszczady qui forment la terminaison des Carpates polonaises vers l'Est. Le massif est situé dans la région du flysch, constitué de calcaire et de grès, ces derniers contenant jusqu'à 30 % de calcaire ; il culmine à 1.350 m. et une faible partie de sa surface dépasse 1.000 m. Le climat est plus continental que dans les régions précédentes.

La base est occupée comme dans le reste des Beskides par un *Tilio-Carpinetum* collinéen, qui s'élève jusqu'à 500 m. environ et qui est surmonté d'une Hêtraie pratiquement sans résineux, jusqu'à 1.200 m. Au-dessus vient un étage asylvatique, occupé par des prairies à *Nardus*, des landes à *Vaccinium* et à *Alnus viridis*, avec quelques Épicéas souffreteux ; l'ensemble doit être regardé comme l'équivalent d'un Subalpin qui devrait être normalement occupé par la Pessière.

Dans le même massif, l'étude de la tourbière de Tarnawa Wyzna, située à 668 m., a permis de reconstituer l'histoire holocène de cette région. A l'Allerød, le Pin sylvestre, le Pin cembro et le Mélèze étaient déjà présents, suivis à partir de 9.400 BC par un peu d'Épicéa qui ne paraît jamais avoir formé un étage de végétation dense. Au début de l'Holocène apparaissent *Ulmus scabra*, *Corylus*, *Alnus incana*, suivis beaucoup plus tardivement, vers 2.000 BC, par le Charme et le Hêtre. Le Sapin apparaît lui aussi plus tardivement

qu'ailleurs dans les Carpates, seulement vers 900 BC. Les premières traces d'activité humaine ont été décelées vers 2.500 BC, mais les grands défrichements ne paraissent avoir eu lieu qu'à partir du 14^e siècle.

Les Carpates orientales proprement dites sont situées pour l'essentiel en territoire ukrainien et une vue d'ensemble en est donnée dans les ouvrages de Sukatchev et de Stanioukovitch. L'étagement tel qu'il est indiqué par le second auteur est sensiblement identique dans la chaîne principale et dans le massif périphérique de Cernahora, et conforme également à celui des Beskides et des Carpates roumaines du Nord : un Collinéen de Chênaies atteignant 500-600 m., un Montagnard fait d'une large bande de Hêtraies ou de Hêtraies-Sapinières enrichies en Épicéa dans leur partie supérieure ; une forêt d'Épicéa pur entre 1.300 et 1.500 m. environ, que l'on peut considérer comme un Subalpin inférieur ; un niveau à brousse de Pin mugo jusqu'à 1.800 m., qui serait le Subalpin supérieur, et enfin un étage alpin localisé sur quelques massifs.

5 — LES CARPATES ROUMAINES

Elles comprennent trois parties assez bien individualisées :

- le Sud des Carpates orientales, se situant dans le prolongement des Carpates ukrainiennes ;

- les Carpates méridionales, dites souvent Alpes de Transylvanie, de direction Est-Ouest et dont plusieurs massifs dépassent 2.500 m. ;

- le massif du Bihar, nettement détaché de la chaîne.

Une étude synthétique a été donnée par Donița (1965). Les deux grands complexes forestiers, celui des Hêtraies et celui des forêts d'Épicéa, ont été décrits respectivement par Vida (1963) et Borhidi (1970). D'autres travaux concernent les monographies détaillées de massifs des Carpates du Sud : Monts Bucegi, dès 1933 par Domin qui décrivait déjà clairement l'étagement et les principaux groupements ; Monts Sebeșului, par Borza (1959) ; Monts Godeanu, par Boșcaiu (1971).

L'étagement est du même type dans les trois parties des Carpates roumaines, avec une différence de 200 à 300 m. dans les limites d'étages entre Nord et Sud, correspondant à un étalement en latitude de 2 degrés environ.

a) Étage alpin

Il commence vers 1.950 m. dans les Carpates orientales, 2.250 m. dans les Alpes de Transylvanie. Du fait que les plus hauts sommets dépassent à peine 2.300 et 2.500 m. respectivement, cet étage est peu développé et fragmenté, réduit à son niveau inférieur à l'exclusion du Subnival ; mais les principaux groupements y sont bien reconnaissables.

La végétation zonale sur silice est formée de pelouses à *Juncus trifidus*, *Agrostis rupestris*, *Festuca supina*, avec présence de *Carex curvula* et de Lichens de haute altitude (*Cetraria*, *Thamnolia*). Sur les versants d'exposition Sud et sur calcaire, un groupement à *Sesleria haynaldiana* et *Carex sempervirens* est le vicariant du *Seslerio-Semperviretum* des Alpes. Les crêtes ventées portent des associations à *Elyna bellardii* ou à *Loiseleuria procumbens* ; on a décrit aussi des éboulis à *Oxyria digyna* ou à *Luzula spadicæa*, des combes à neige à *Salix herbacea*, des groupements fontinaux à *Cardamine opizii*, *Cratoneuron* et *Philonotis*, etc.

b) Étage subalpin

Il se présente en surfaces plus grandes, et également dans des massifs où manque l'Alpin comme dans le Bihar. La limite inférieure est en moyenne à 1.400 m. dans le Nord, 1.600 dans le Sud. Une particularité de cet étage dans les Carpates du Sud, par rapport au reste de la chaîne, est constituée par la présence de deux Éricacées, *Bruckenthalia spiculifera* et l'endémique *Rhododendron kotschyi*.

Les groupements herbacés, qui comme dans les Alpes et les Pyrénées sont en continuité avec ceux de l'étage alpin et forment la base du complexe supraforestier, sont ici encore des pelouses à *Sesleria* et

Carex sempervirens, à *Festuca versicolor*, à *F. amethystina*. L'intensité du pacage a déterminé l'extension de prairies secondaires anthropiques à *Festuca rubra* et à *Nardus*, pouvant couvrir plus de la moitié de la surface.

Les groupements arbustifs ont été étudiés notamment par Buiculescu. *Alnus viridis*, absent dans le reste des Carpates, forme ici des associations particulières (*Saliceto silesiacae-Alnetum viridis*, Huml et al.) qui descendent dans les vallons de l'étage montagnard. Le Pin mugo constitue le groupement arbustif principal, dit *Pinetum mugi carpaticum*. En versant Sud domine le Genévrier nain (*Junipero-Bruckenthalietum*).

Dans cet étage subalpin, Donița distingue un sous-étage inférieur, où la végétation précédente est accompagnée de peuplements clairs d'Épicéa et de stations reliques de Mélèze et de Pin cembro.

Une coupe des étages alpin et subalpin dans les Monts Bucegi est donnée par la figure XII-15.

c) Étage dit "boréal"

Les auteurs roumains désignent sous ce nom la ceinture dense d'Épicéa, qui forme dans les Carpates orientales une bande continue de 200 x 70 km environ, mais se résoud dans les Alpes de Transylvanie en quatre îlots distincts.

La limite inférieure de cette ceinture d'Épicéa se situe à 1.200 m. dans le Nord de la Roumanie et 1.400 m. dans le Sud, mais par suite d'un effet de continentalité elle peut s'abaisser à 800 et même 600 m. dans des dépressions intérieures (ce qui est peut-être analogue au *Piceetum montanum* des vallées internes des Alpes) et elle descend aussi plus bas du côté Est des Carpates orientales que sur le versant Ouest.

Cet étage boréal est probablement hétérogène, du moins si on l'interprète par comparaison avec la situation dans les Alpes. Sa partie supérieure est formée de Pessières pures (*Hieracio transsilvaniceae-Piceetum*, *Chrysanthemo rotundifolii-Piceetum*, de

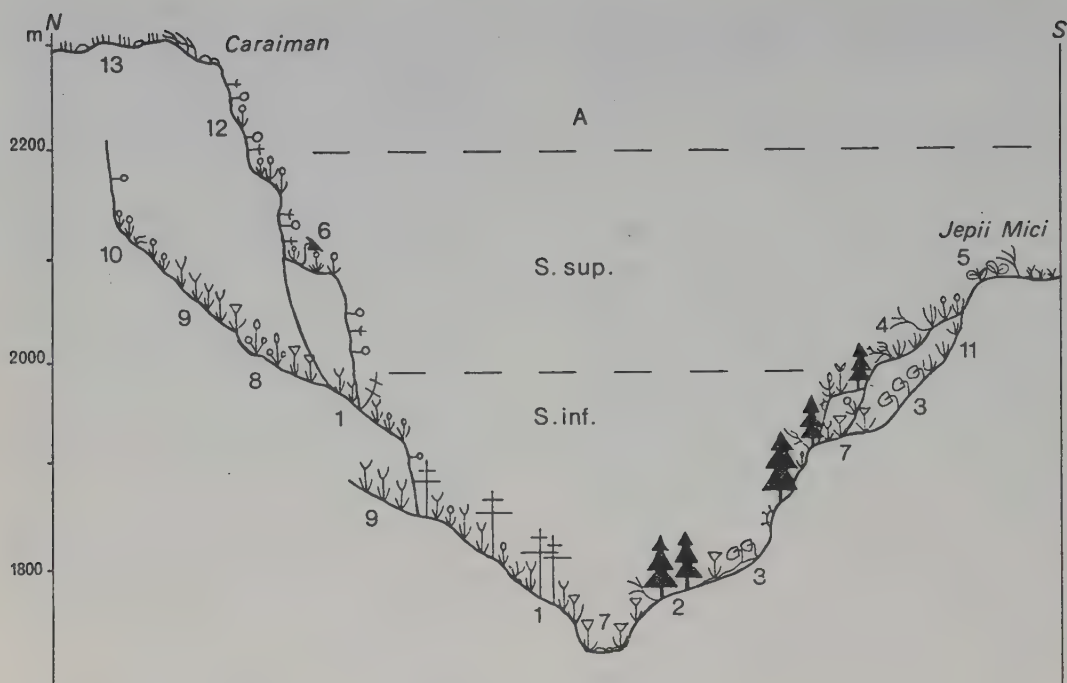


Fig.XII-15. Coupe des étages subalpin et alpin dans une vallée du massif de Buceji dans les Carpates méridionales (d'après Meusel, 1968). S. inf., étage subalpin inférieur; S. sup., étage subalpin supérieur; A, étage alpin. 1, *Larix europaea*; 2, *Picea abies*; 3, *Alnus viridis*; 4, *Pinus mugo*; 5, *Rhododendron kotschii*; 6, *Juniperus communis* et *Festuca amethystina*; 7, Mégaphorbiaie à *Heracleum palmatum*; 8, *Ligularia sibirica*, relique arctico-alpine; 9, pelouse thermophile à *Calamagrostis arundinacea*; 10, pelouse à *Sesleria* et *Carex sempervirens*; 11, *Festuca carpatica*; 12, groupement rupicole à *Gypsophila petraea* et *Artemisia petrosa*; 13, pelouse alpine à *Festuca supina*, *Kobresia myosuroides* et *Silene acaulis*.

Borhidi) ou parfois infiltrées de Mélèze ; elles pourraient être l'équivalent de la série subalpine de l'Épicéa. La partie inférieure contient au contraire du Sapin et du Hêtre (*Saxifraga cuneifoliae-Piceetum*) et des Mégaphorbiaies ; elle représente probablement un Montagnard supérieur équivalent à l'*Aceri-Fagion*. On y retrouve également les associations azonales de tourbières (*Bazzanio-* et *Sphagno-Piceetum*), des formations pionnières à *Betula verrucosa* et *Populus tremula*, comme dans le Montagnard des Alpes, et les prairies anthropiques à *Festuca rubra* et à *Nardus*.

d) Étage "némoral"

Sous ce nom les auteurs roumains désignent l'ensemble des niveaux des forêts

feuillues. Ici encore il faut, selon nous, distinguer une partie supérieure qui correspond à des Hêtraies pures ou faiblement enrésinées et qui seraient la partie principale de l'étage montagnard ; dans les Carpates du Sud, ce niveau est formé, d'après Donita, de Hêtre et de Sapin de 800 à 1.100 m. environ, et enrichi en Épicéa au-dessus. Le long des ruisseaux, la formation riveraine à *Alnus incana* remplace l'*Alnetum viridis* des étages supérieurs.

La partie basse du Némoral est formée de Chênaies où dominent *Quercus petraea* sur les collines et *Quercus robur* dans les dépressions.

XIII

Le système alpin généralisé

Nous avons montré que dans l'ensemble des Alpes et des montagnes étudiées dans les trois chapitres précédents (X à XII), la végétation peut s'interpréter dans le cadre d'un modèle général que nous pouvons appeler "modèle alpin" et dont la définition est résumée ci-après en A.

Plus généralement, ce modèle s'applique aux chaînes et massifs situés à l'intérieur d'un vaste périmètre que nous nommerons système pan-alpin ou système alpin généralisé et dont la végétation présente une profonde unité floristique et biocénotique ; quelques aspects caractéristiques de cette unité sont étudiés en B.

Les limites de ce système peuvent être maintenant définies avec une assez bonne précision géographique, car sur ses bords la végétation présente de nettes discontinuités, vis-à-vis par exemple des montagnes méditerranéennes ou atlantiques (C).

Enfin une voie de recherche nouvelle peut consister à essayer de regrouper (D) les montagnes constituant ce système en sous-ensembles qui se révèlent assez différents des divisions géographiques traditionnelles.

A — Sur la définition d'un modèle alpin

Les principes définis et appliqués au long de cet ouvrage peuvent être résumés de la manière suivante :

1) Le tapis végétal peut être divisé suivant des coupures altitudinales, déterminées essentiellement par le gradient de température, qui sont dites "étages de

végétation". Dans la chaîne alpine, la végétation est divisée en cinq étages, qui sont de bas en haut, le Collinéen, le Montagnard, le Subalpin, l'Alpin et le Nival. Au-dessous du Collinéen proprement dit, nous désignerons sous le nom d'étage planitiaire le niveau le plus inférieur correspondant à la végétation des plaines ou des régions

de faible altitude (pratiquement au-dessous de 300 m.) qui forment l'avant-pays alpin, étage en réalité très hétérogène : végétation méditerranéenne de Provence, formations alluviales de la plaine du Pô, Chenaies pannoniques, Chênaies-Hêtraies submontagnardes des plateaux bavarois et suisse.

2) Par rapport aux définitions antérieures de l'étage de végétation, l'innovation réside dans le fait que l'étage tel que nous l'entendons ici n'est plus une simple tranche située entre deux altitudes données, mais un complexe de biocénoses considérées en relation avec leurs conditions écologiques, c'est-à-dire un **ensemble structuré d'écosystèmes**. Chaque étage est alors repéré, non plus simplement par rapport à des limites altitudinales, mais par rapport à des paramètres bioclimatiques, en fonction des critères géobotaniques et écologiques qui définissent ses limites par rapport aux deux étages qui l'encadrent. Par suite, sa position altitudinale peut varier sensiblement d'un massif à l'autre (et à plus forte raison d'une chaîne à l'autre) et subir en particulier une **translation verticale**, qu'il importe de déterminer dans chaque cas, en fonction de la latitude.

3) L'étage montagnard, qui occupe la partie moyenne du modèle, correspond *par définition* au **complexe des Hêtraies** et des Hêtraies-Sapinières, tel qu'il est représenté par l'ensemble des biocénoses montagnardes constituant le Fagion, avec ses trois divisions écologiques correspondant aux Hêtraies thermophiles-calcicoles, aux Hêtraies silicicoles et aux Hêtraies (ou Hêtraies-Sapinières) eutrophes. Le maximum de diversification de ce complexe, caractéristique de l'Europe moyenne, se situe dans la partie

externe de la chaîne alpine. La partie interne de cette chaîne constitue au contraire un **axe continental** dans lequel la Hêtraie fait défaut ; l'étage montagnard est alors occupé par des forêts de Conifères. Entre les deux s'étend une zone de transition, divisée en écaillles dans les Alpes occidentales, mais continue et bien étudiée dans les Alpes orientales où elle a été appelée "Zwischenalpen" et que nous appelons **Alpes intermédiaires**. Ces trois types de Montagnard correspondent à **trois niveaux de continentalité** que l'on peut distinguer dans une première approche ; la réalité est naturellement plus complexe.

4) L'étage subalpin est alors, dans notre modèle, l'étage qui **surmonte celui des Hêtraies**, et cela quelle que soit sa composition ou sa physionomie. Lorsque la Hêtraie forme la limite supérieure de la forêt, nous considérons alors que l'étage situé au-dessus d'elle est bien un Subalpin déboisé (ou qui n'a pas été boisé) et il est d'ailleurs évident que les groupements herbacés y sont identiques à ceux qui sont liés ailleurs aux forêts subalpines. On ne saurait dire en aucun cas que l'Alpin peut surmonter directement la Hêtraie.

5) La limite entre le Subalpin et l'Alpin est la **limite potentielle des forêts**, non la limite réelle, même lorsque cette dernière est dite naturelle. La limite réelle peut avoir une valeur locale, écophysiologique ; mais sur le plan général de la biogéographie comparée, la considération de la soi-disant limite supérieure des arbres ("Timberline") est une notion ambiguë qui n'a parfois aucun sens quand elle conduit à comparer la limite d'espèces d'arbres appartenant en réalité à des étages différents (voir fig. VIII-1 et VIII-8, par exemple).

B — Unité du système alpin

L'étagement typique que nous venons de résumer, et qui se trouve représenté plus haut dans la figure III-8, a permis de décrire dans les mêmes termes la végétation des montagnes considérées dans les chapitres X, XI et XII. Toutes ces montagnes forment,

avec la chaîne alpine qui en occupe le centre, un ensemble que nous avons proposé de dénommer "**système alpin généralisé**" ou "**système pan-alpin**" (Ozenda, 1982) et qui sera simplement désigné, dans la suite de ce chapitre, sous le nom de "Système

alpin". Nous allons essayer de résumer quelques caractères généraux qui établissent l'unité de cet ensemble, dont les contours sont représentés en pointillé dans les figures I-1, XIII-1, XIII-9.

1 — L'UNITÉ FLORISTIQUE

a) Les grandes espèces forestières

Il a été exposé dans le chapitre III un certain nombre de raisons pour lesquelles la végétation forestière est prise ici pour base des divisions phytogéographiques. Nous pouvons maintenant ajouter à ces raisons le fait que certaines de ces espèces ont une

distribution liée à l'ensemble pan-alpin, dont elles sont caractéristiques et dans une certaine mesure endémiques (fig. XIII-1).

1) *Fagus sylvatica* — En réalité la répartition géographique de cet arbre dépasse sensiblement les montagnes alpines, sauf vers l'Est. La question sera reprise ci-après, en B4.

2) *Abies alba* — C'est l'arbre dont la répartition est la plus nettement liée au système alpin. Contrairement au Hêtre, il ne descend pas dans l'étage montagnard et dans l'avant-pays (il existe bien dans les Hétraies de Normandie, mais il y a été anciennement introduit, et dans le Haut



Fig.XIII-1. Répartition de quatre arbres caractéristiques liés au système alpin (dont le contour général est figuré en pointillé). 1, *Fagus sylvatica*; 2, *Abies alba*; 3, *Pinus uncinata*; 4, *Pinus mugo*.

Languedoc, mais sous forme d'un écotype particulier) ; vers le Sud, il atteint la Corse, l'Apennin central, les Balkans, mais il n'existe pas dans les montagnes méditerranéennes proprement dites où il est remplacé par d'autres espèces d'*Abies* à répartition localisée.

3) Les pins du groupe "*Pinus montana*".

On a longtemps réuni dans une espèce collective *Pinus montana* deux espèces distinctes, vicariantes géographiques et écologiques (voir fig. III-6) reliées toutefois par des formes intermédiaires et des hybrides : *Pinus mugo* à l'Est, *P. uncinata* à l'Ouest. Toutes deux habitent l'étage subalpin, (sauf quelques stations basses dans l'étage montagnard, surtout dans les tourbières), et le contour général de "*Pinus montana*" coïncide lui aussi très bien avec celui du système pan-alpin.

b) La flore non arborescente

Nous ne prendrons que deux exemples, l'un parmi les espèces buissonnantes, l'autre parmi les herbacées.

1) Les *Rhododendrons*

Rhododendron ferrugineum présente une aire de répartition vaste, qui couvre l'ensemble de l'étage subalpin des Alpes et des Pyrénées ; quelques avant-postes existent dans l'Apennin central. *Rhododendron hirsutum* est limité aux Alpes centrales et orientales, mais déborde vers l'Est dans les Dinarides ; son aire est sensiblement identique à celle du "Rhododendron nain", *Rhododendron chamaecistus* (cf. fig. II-3). Aucune des trois espèces n'existe dans les Carpates, mais une quatrième, *Rhododendron kotschii*, est endémique des Carpates roumaines.

2) Le genre *Soldanella* (fig. XIII-2)

C'est le plus bel exemple d'un taxon caractéristique et endémique du système alpin. L'espèce principale, *S. alpina*, couvre la plus grande partie de ce système, à l'exception de la partie Est de l'Arc Hercynien et des Carpates. Les neuf autres espèces ou sous-espèces ont une répartition plus réduite, certaines même sont très localisées, mais

toutes se trouvent à l'intérieur des limites du système alpin.

Nous avons souvent déploré qu'aucune flore ou aucun catalogue de la chaîne alpine dans sa totalité n'existe jusqu'ici. Récemment, l'ouvrage de Lippert (1981) et dans une moindre mesure celui de Fenaroli (1971) ont comblé en partie cette lacune. Mais la question doit être envisagée maintenant d'une manière plus large. La répartition des espèces dans les Alpes ne prend tout son sens que si l'on ne perd pas de vue leur répartition générale : il ne faut jamais oublier qu'il n'y a pas à proprement parler une flore des Alpes, mais une flore de l'Europe froide (et même de l'Eurasie froide), stock général dans lequel la flore de la chaîne alpine a puisé et dont elle n'est qu'un cas particulier, quoique probablement le plus compliqué. Ainsi, plutôt qu'un endémisme des Alpes, des Pyrénées, des Carpates, des Abruzzes, il serait plus instructif de considérer un endémisme du système alpin généralisé, et de traiter l'endémisme dans les différentes chaînes comme des sous-ensembles de l'endémisme général. L'exemple de l'étage alpin, sur lequel nous reviendrons ci-après, permet d'illustrer ces propositions.

2 — L'UNITÉ DE L'ÉTAGE ALPIN

La ressemblance étroite entre les flores des hautes montagnes de l'Europe, et également entre leurs groupements végétaux, est devenue depuis longtemps un lieu commun de la Biogéographie, et dans son esquisse des divisions botaniques de l'Europe, Gaussen (1954) mentionnait déjà un "domaine des hautes montagnes européennes" ; mais ce concept paraît être resté, à défaut d'analyses comparatives et statistiques détaillées, une sorte de "nomen nudum". Il faudrait notamment rechercher quelle est, dans cette parenté entre les étages alpins des différentes chaînes, la part qui revient à des échanges interglaciaires, qui auraient maintenu l'unité d'un fond floristique commun, ou bien à une convergence qui aurait uniformisé sous l'effet du climat alpin des contingents provenant de stocks planitaires différents.

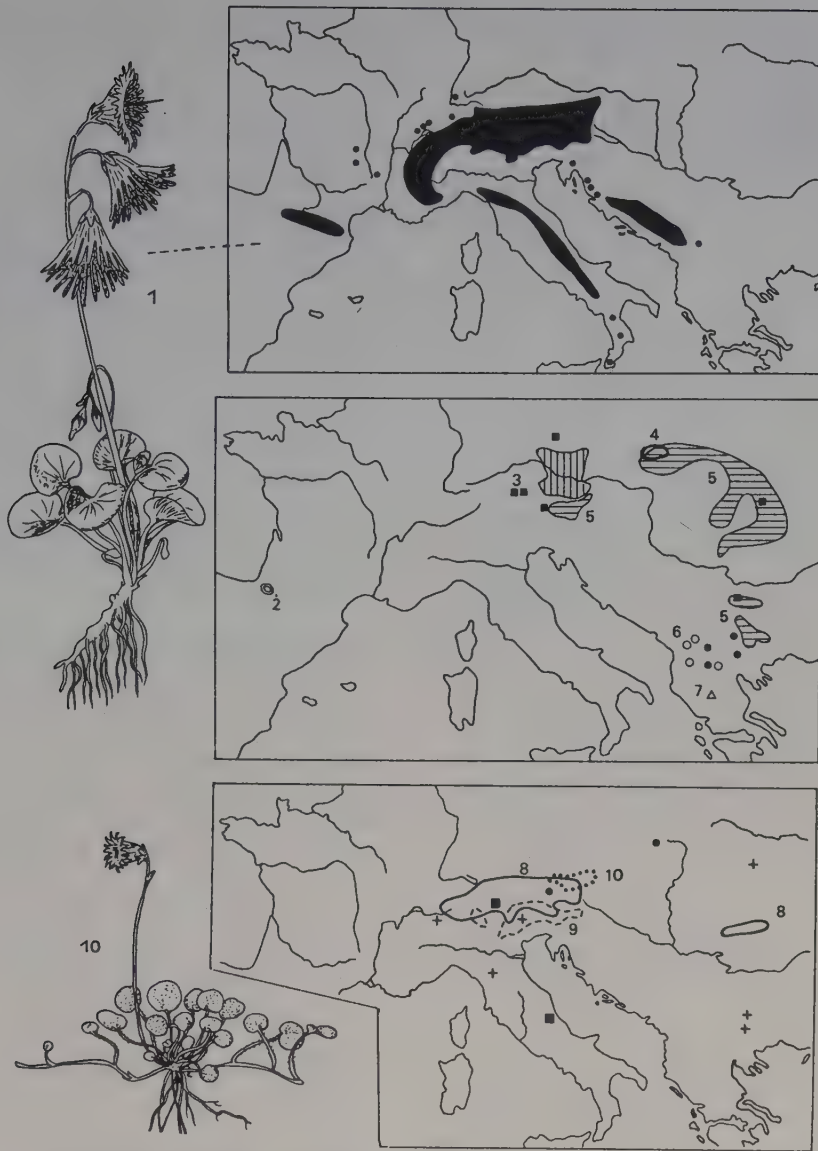


Fig.XIII-2. Répartition du genre *Soldanella*, endémique du système alpin. 1, *S. alpina*, l'espèce la plus répandue. -2 à 7, les autres espèces de la section *Crateriflores*, à corolle en entonnoir: 2, *S. villosa*; 3, *S. montana*; (hachuré verticalement, les stations isolées représentées par des carrés noirs); 4, *S. carpatica*; 5, *S. hungarica* (hachures horizontales et points noirs); 6, *S. demoniei* (cercles blancs); 7, *S. pindicola* (triangle). -8-10, les espèces de la section *Tubiflores*, à corolle campanulée: 8, (et croix) *S. pusilla*; 9, (et carrés) *S. minima*; 10, (et points) *S. austriaca*. - D'après Hegi, légèrement modifié.

Jerosch avait étudié (cf. chap. II et IX) 420 espèces formant selon cet auteur la flore alpine proprement dite de la Suisse. Le nombre de ces espèces qui se retrouve

dans l'autres chaînes, et leur proportion par rapport aux 420 espèces suisses, sont donnés dans le tableau suivant :

	Nombre d'espèces	%
Alpes orientales	399	95
Alpes centrales	360	86
Alpes occidentales	388	92
Pyrénées	275	65
Carpates	231	55
Arctique	137	33
Altai	129	31
Caucase	121	29
Oural	103	24
Himalaya	72	17

Ce tableau suggère que l'on pourrait considérer comme un trait caractéristique du système alpin généralisé le fait que dans les montagnes qui en font partie la flore de l'étage alpin présente plus de 50 % d'espèces en commun avec celles de l'étage alpin des Alpes centrales.

D'autres statistiques vont dans le même sens, par exemple les dénombrements effectués par Lüdi (1956) pour les montagnes ibériques et qui montrent que, si les Pyrénées centrales sont encore de type nettement alpin, les Picos de Europa, qui sont le massif principal de la Cordillère cantabrique, sont déjà un cas limite, et que les montagnes centre- et sub-ibériques sont nettement en-dessous de la barre de 50 %.

	Nombre d'espèces considérées	% en commun avec l'étage alpin suisse
Pyrénées centrales espagnoles	111	85
Picos de Europa (Cordillère cantabrique)	168	56
Sierra de Guadarrama	(44)	(43)
Sierra Nevada	198	35

Si nous considérons maintenant non plus seulement la flore, mais les groupements végétaux, l'unité phytosociologique de la végétation supraforestière dans les Alpes et dans les autres chaînes du système alpin apparaît très nettement sous la forme de vicariance des mêmes groupements d'une chaîne à l'autre. On trouvera dans les chapitres précédents, notamment à propos

des Pyrénées, une étude plus générale, et nous nous limiterons ici au rappel de trois exemples.

a) Les éboulis siliceux

Nous ne considérerons que les éboulis mésophiles, c'est-à-dire ceux qui ne sont pas nettement orientés en exposition Sud. Ils forment dans les Alpes l'alliance *Androsacion alpinae* caractérisée notamment par *Oxyria digyna* : *Oxyrietum digynae* typique dans toutes les Alpes, des Hohe Tauern aux Alpes sud-occidentales, avec localement, par exemple dans les Alpes maritimes, une association à *Adenostyles leucophylla*. Dans les Pyrénées on retrouve, sur les ubacs un peu humides de l'étage alpin, un *Oxyrio-Doronicetum viscosi*, en Corse un *Oxyrio-Doronicetum grandiflori* et dans les Rhodopes un *Oxyrio-Poetum contractae*.

b) Les groupements fontinaux

Ils sont caractérisés par un groupe d'espèces muscinales qui paraît homogène mais qui est encore insuffisamment connu, et plus concrètement parmi les végétaux vasculaires, par un groupe d'espèces voisines entre elles appartenant au genre *Cardamine* :

- *C. amara* dans les Alpes,
- *C. asarifolia* dans les Alpes maritimes,
- *C. latifolia* dans les Pyrénées,
- *C. opizii* dans les Carpates,
- *C. chelidonia* en Corse.

c) Les pelouses calcicoles sur sols maigres

Elles forment l'ordre des *Seslerietalia coeruleae* et leur aire générale vas des Balkans (deux alliances) aux Pyrénées (*Festucion scopariae*) en passant par le *Seslerion variaie* dans l'aire couvre les Alpes, le Jura, les Carpates, le Nord de l'Apennin et des Dinarides.

Elles ont en commun des caractères écologiques généraux :

- une répartition altitudinale dans le Subalpin et l'Alpin inférieur, avec parfois une descente dans la partie supérieure de

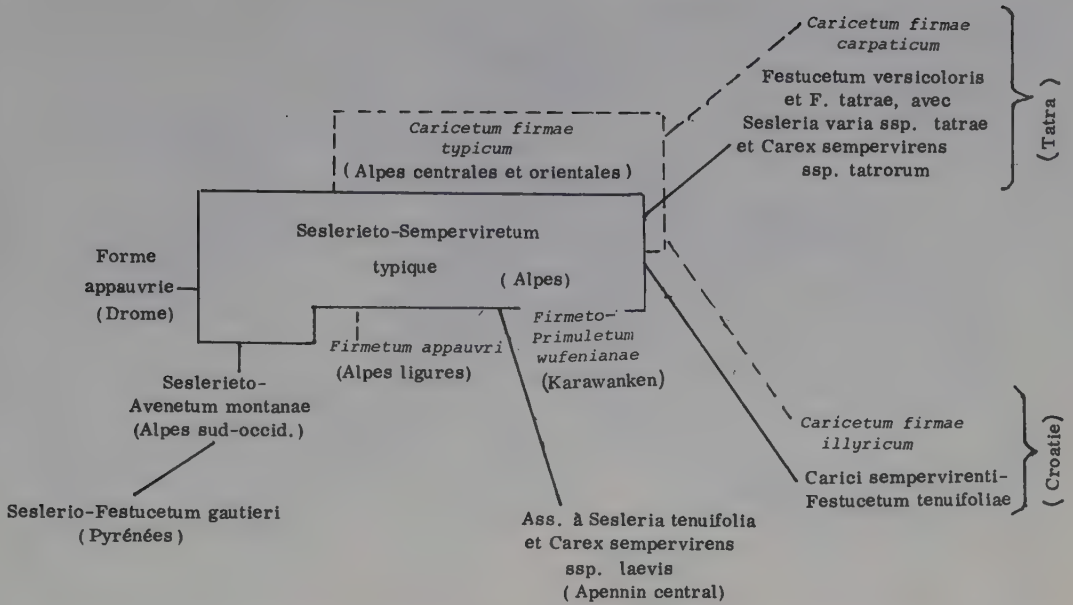


Fig.XIII-3. Les associations vicariantes du Firmetum et du Seslerieto-Semperviretum dans les différentes chaînes du système alpin.

l'étage montagnard (pelouses à *Helictotrichum montanum* en particulier) ;

— un caractère thermophile entraînant une localisation sur les versants bien exposés et une période d'enneigement qui est la plus faible de toutes les pelouses alpines ;

— des sols formés de rendzines humifères baso-neutrophiles ;

— une physionomie en pelouses à gradins de recouvrement souvent inférieur à 50 % (pelouses dites "écorchées").

La figure XIII-3 donne la répartition, dans l'ensemble du système, des formes vicariantes des deux principales associations de ce groupe.

Un tableau analogue pourrait être établi pour les pelouses silicoles du groupe de *Juncus trifidus*.

3 — ORIGINALITÉ DE L'ÉTAGE SUBALPIN

On ne peut comprendre la diversité de l'étage subalpin de la chaîne alpine, et interpréter ses différentes composantes, que si on le replace dans l'ensemble du système alpin au sens large et même dans l'ensemble des montagnes européennes. Les séries qui ont été distinguées apparaissent alors comme représentant six types d'origine distincte (fig. XIII-4) :

a) Un type que l'on peut appeler nordique, représenté par la Série subalpine de l'Épicéa, et qui a probablement des équivalents dans la végétation de l'Europe du Nord et de la chaîne scandinave en particulier. Il est représenté dans les Alpes, les Carpates et dans la moitié Est de l'Arc hercynien.

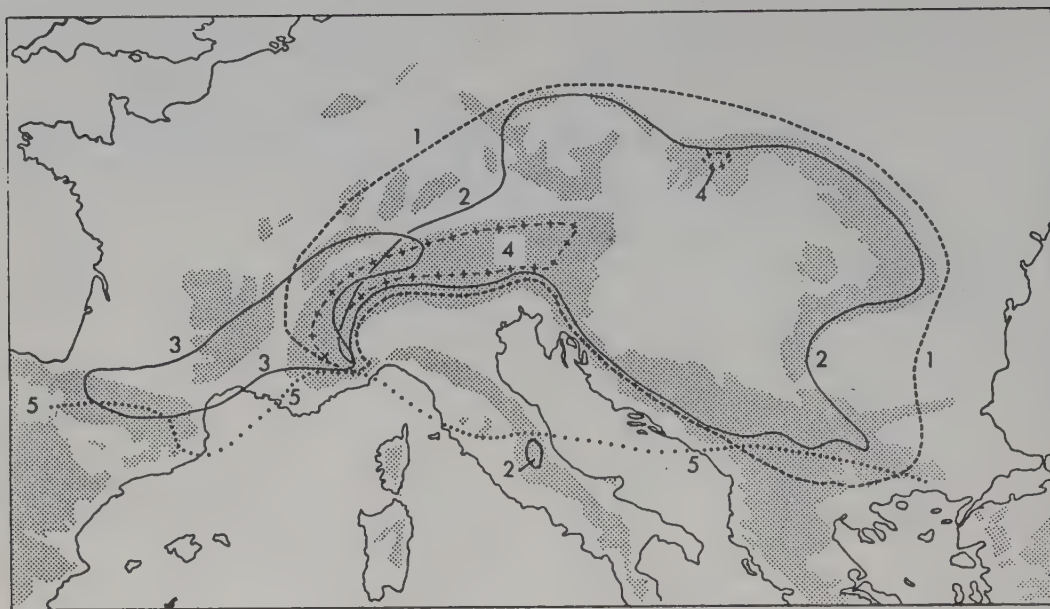


Fig.XIII-4. Répartition des climax de l'étage subalpin dans l'ensemble du système alpin. 1, type à *Epicéa*; 2, à *Pin mugo*; 3, à *Pin à crochets*; 4, à *Pin cembro* et *Mélèze*; 5, limite septentrionale du type altiméditerranéen. Le subalpin à *Sapin* des Alpes du sud et des Pyrénées n'a pas été représenté ici.

b) Un type intra-alpin, à *Mélèze* et *Pin Cembro*, certainement venu de l'Est et propre à la partie interne de la chaîne alpine.

c et d) Deux types probablement autochtones, en tout cas actuellement propres au système alpin, correspondant aux "Pins de montagne" : l'un oriental à *Pin mugo*, couvrant les Alpes orientales, les Carpates et les Dinarides avec d'importants avant-postes dans les Alpes maritimes, les Abruzzes et les Balkans, l'autre occidental à *Pinus uncinata*, dans les Alpes occidentales, le Jura, le Massif Central français et les Pyrénées.

e) Un autre type autochtone et limité au système alpin, mais écologiquement très voisin de a) qu'il peut remplacer localement dans les Alpes du Sud et les Pyrénées : la Série subalpine du *Sapin*.

f) Un type altiméditerranéen, très localisé sur les marges méridionales du système alpin, dans les Pyrénées orientales, la Haute-Provence, les Alpes ligures et probablement une partie de l'Apennin et des Dinarides.

Chaque chaîne ou partie de chaîne comporte un ou deux de ces types, sauf la chaîne alpine où ce nombre s'élève à trois et exceptionnellement à cinq dans les Alpes sud-occidentales où l'étage subalpin atteint certainement son maximum de complexité en Europe. Par contre, seuls les types a et e sont représentés en dehors du système alpin. D'une manière générale, il semble que la diversité des forêts de Conifères subalpines soit une particularité de ce système.

4 — L'UNITÉ DE L'ÉTAGE MONTAGNARD

La zone intra-alpine mise à part, l'étage montagnard du système alpin est essentiellement caractérisé par les *Hêtraies*, y compris leurs faciès à *Sapin* et à *Épicéa*. Dans une note antérieure (Ozenda, 1979), nous avons proposé de considérer l'ensemble des *Hêtraies* d'Europe comme formant trois systèmes concentriques :

a) un noyau formé par les *Hêtraies* d'Europe centrale proprement dite, classique-



Fig.XIII-5. Répartition des principaux types de Hêtraies en Europe. Explications dans le texte (d'après Ozenda, 1979).

ment dénommé *Fagion medioeuropaeum*, dont la connaissance est très avancée et les subdivisions maintenant bien établies (1, fig. XIII-5) ;

b) une couronne formée par les Hêtraies nord-atlantiques, de la Scanie à la Normandie (2), par celles de l'Ouest du Massif Central français et des Pyrénées (3), de la partie méridionale du *Fagion medioeuropaeum* (1A), des Dinarides (4) et des Carpates (5) ;

c) des ensembles marginaux plus individualisés constitués par les Hêtraies du Massif Armoricain et du Pays Basque (6), du Sud de l'Italie (7) et du Sud-Est des Balkans (8).

Ce sont les ensembles 1, 1A, 3, 4 et 5 de la figure XIII-5 qui représenteraient les Hêtraies du système alpin (tandis que les ensembles 2, 6, 7 et 8 n'en font pas partie).

Partout, ils présentent la division écologique bien connue en trois groupes (cf. fig. VII-3) : Hêtraies calcicoles-thermophiles, Hêtraies silicicoles à *Luzules*, et Hêtraies ou Hêtraies-Sapinières eutrophes à *Galium odoratum* (ces dernières bien caractérisées par les *Cardamine* du sous-genre *Dentaria*). En revanche, l'examen des listes floristiques et des relevés relatifs aux Hêtraies des Dinarides et des Carpates ne permet vraiment pas, si l'on fait abstraction des endémiques, de suivre les auteurs qui ont voulu les séparer d'une manière nette de celles de l'Europe centrale, et la distinction d'unités géographiques dites "*Fagion dacicum*" et "*Fagion illyricum*" paraît reposer sur des bases assez discutables ; ces différences floristiques semblent beaucoup moins significatives que les trois divisions écologiques rappelées ci-dessus et qui ont, elles, une valeur très générale.

C — Les limites du système alpin

1 — LA LIMITE MÉRIDIONALE VIS-A-VIS DES MONTAGNES MÉDITERRANÉENNES

Nous avons précédemment montré (Ozenda, 1975) que l'étagement de la végétation dans les montagnes du Bassin Méditerranéen pouvait s'interpréter dans le cadre d'un modèle analogue à celui des montagnes médio-européennes de type alpin, mais dans lequel les étages ont une composition biocénotique très différente. Ainsi lorsque certaines montagnes méditerranéennes portent des Hêtraies, on peut y retrouver une partie des éléments des Hêtraies médio-européennes et les considérer encore comme caractéristiques d'un étage homologue du Montagnard des Alpes, assez différent cependant pour qu'il soit nécessaire d'employer un autre terme : nous avons proposé celui d'Oroméditerranéen (pour éviter l'expression Méditerranéo-montagnard que de nombreux auteurs ont employée dans des sens différents ou mal définis et qui est une source de confusion) ; bien entendu, l'Oroméditerranéen

se trouve à une altitude plus élevée que le Montagnard alpin puisque l'on considère des chaînes situées plus au Sud. La figure XIII-6 résume la correspondance entre les étages du modèle alpin et ceux que nous avons proposés pour l'étude comparative des montagnes méditerranéennes ; remarquons qu'il n'était pas évident *a priori* que l'on pourrait établir des divisions équivalentes dans les deux étagements, et que seule l'étude comparative détaillée à laquelle nous avons procédé a montré que cette mise en parallèle était possible.

Le passage latéral des étages de type alpin aux étages analogues de type méditerranéen s'observe bien lorsqu'on suit la chaîne de l'Apennin, qui s'étire sur sept degrés de latitude (45°N à 38°N).

L'Apennin septentrional et central présente encore, au-dessus du complexe méditerranéen, une moyenne montagne de type médio-européen, à la faveur des précipitations abondantes qui favorisent les Hêtraies et même les Hêtraies-Sapinières et leur permettent de s'étendre assez loin vers le Sud. Un changement brusque se produit

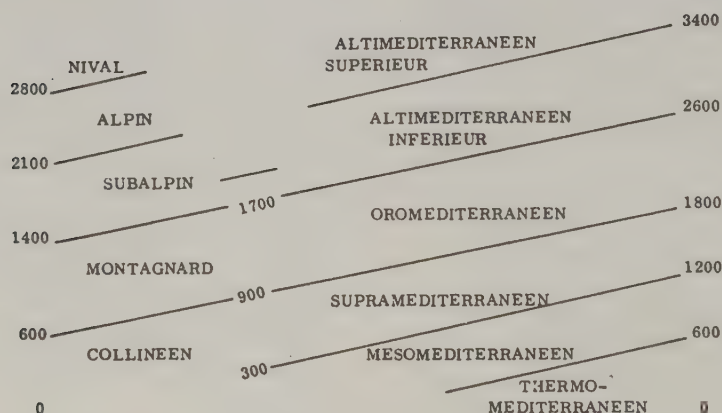


Fig.XIII-6. Equivalence proposée entre les noms d'étages dans les Alpes (à gauche) et dans les montagnes méditerranéennes (à droite). Par suite de la translation due à la différence de latitude, la limite des étages s'élève progressivement en allant vers le sud, ce que traduisent les traits obliques. Les chiffres représentent les limites moyennes d'étages : à gauche en Savoie, au centre en Haute Provence, à droite dans le Grand Atlas marocain (d'après Ozenda, 1975).

entre le 42e et le 41e parallèle, un peu au Sud de Rome, sur une ligne oblique allant du Golfe de Gaète au Nord de la Presqu'île du Gargano. C'est à partir de cette latitude qu'apparaît sur les côtes l'étage thermoméditerranéen ; au-dessus de lui, le Méso-méditerranéen ne présente pas de changement notable mais dans le Supraméditerranéen l'Ostrya disparaît, et avec lui beaucoup de ses espèces compagnes, et le rôle dominant du Chêne pubescent s'efface au profit de Chênes plus thermophiles ou d'affinités balkaniques. L'étage montagnard se dénature et devient très différent de celui de l'Apennin du Nord et du Centre : les Hêtraies et les Hêtraies-Sapinières à *Dentaria* ou à *Trochischantes* disparaissent et font place à une véritable "Hêtraie méditerranéenne", formant une alliance spéciale, dite *Geranio-Fagion*, et s'intriquant avec des formations plus xérophiles à *Pin laricio*. Dans l'étage subalpin les derniers peuplements de *Pin mugo* disparaissent aussi à cette latitude, et plus au Sud l'étage altiméditerranéen, qui remplace le Subalpin, est pratiquement dépourvu d'arbres, mis à part quelques bosquets de *Pinus heldreichii*.

Dans la Péninsule balkanique, le passage de l'étagement de type alpin, encore bien représenté dans les Dinarides du Nord et du Centre (voir chapitre X) à l'étagement méditerranéen typique dans la Grèce centrale et le Péloponèse, est plus progressif et résumé dans la figure XIII-7. Nous remarquerons que ce passage d'un type à l'autre est oblique dans le tableau, c'est-à-dire qu'il se produit à une latitude de plus en plus méridionale à mesure que l'on considère des étages plus élevés ; en d'autres termes, les étages de montagne, plus arrosés que les étages inférieurs, "résistent" mieux à l'influence méditerranéenne.

La Péninsule ibérique est un cas plus complexe que nous laisserons ici de côté, en rappelant simplement que la végétation des

	DINARIDES	MACEDOINE	PINDE	PARNASSE et PELOPONESE	
SUBALPIN	Sesleria tenuifolia			Daphno- Festucetea	ALTIMED.
	Pinus mugo	P. peuce + P. heldreichii	P. heldreichii		
MONTAGNARD	Fagus silvatica + Abies alba + Picea abies	Fagus moesiaca (+ Fagus silvatica, Abies alba et Picea abies)	+ Abies borisii - regis	Berberidion Abies cephalonica	OROMED.
COLLINEEN	Ostryo-Carpinion adriaticum		Ostryo-Carpinion aegeicum		SUPRAMED.
	Quercus frainetto				
	Orno-Quercetum ilicis		Andrachno-Quercetum		
	Oleo- Ceratonia et Phryganea				THERMOMED.

Fig.XIII-7. Tableau des principales formations végétales dans les quatre secteurs de l'ouest des Balkans. Les parties du tableau encadrées d'un trait épais représentent: à gauche, les formations de type médio-européen; à droite, les formations méditerranéennes franches; entre les deux cadres, les formations intermédiaires. On voit qu'à mesure que l'on se déplace vers le Sud (c'est-à-dire vers la droite du tableau), on assiste à l'apparition progressive des étages méditerranéens inférieurs et à la transformation progressive des étages collinéen, montagnard et subalpin en leurs homologues méditerranéens. (D'après Ozenda, 1975).

Pyrénées entre en totalité dans le système alpin, même sur le versant espagnol, que le Hêtre cesse peu au Sud de celui-ci et que les montagnes centre-ibériques appartiennent déjà entièrement au système méditerranéen.

Globalement, à l'échelle continentale, le passage de l'étagement alpin à l'étagement méditerranéen peut être situé sur une ligne allant de la Catalogne à la Chalcidique, qui coïncide également avec le front septentrional de la végétation thermoméditerranéenne.

Cette ligne passe entre la Corse et la Sardaigne, dont la végétation est extrêmement différente d'une île à l'autre. La situation de la Corse au Nord de la ligne définie ci-dessus, l'altitude élevée de ses montagnes, leur structure lithologique, la position dans un angle entre les Alpes sud-occidentales et l'Apennin septentrional, devraient logiquement faire de la Corse un massif relevant du système alpin. En réalité ce lien est beaucoup moins net ; probablement en raison d'un isolement très ancien, la végétation de moyenne et haute montagne est très appauvrie et les éléments de type médioeuropéen ou alpin ont dû être progressivement supplantés par une végétation de montagne méditerranéenne avec laquelle ils coexistent.

Sur les côtes corses, l'étage thermoméditerranéen n'est représenté que par quelques stations isolées (à la différence de la Sardaigne où il forme une ceinture continue) ; le Mésoméditerranéen est dominé par une végétation à Chêne-liège analogue à celle de la Provence siliceuse ou de la Catalogne. Le Supraméditerranéen est d'une interprétation difficile : la végétation forestière y est très dégradée, les Chênaies caducifoliées n'existent plus que localement, mais en revanche s'observent des formations originales comme les bois d'*Alnus cordata* et le niveau inférieur de la série du *Pinus laricio*. L'étage montagnard est le seul où se retrouve, localement du moins, une végétation rappelant celle des Alpes avec des Hêtraies et un peu de Hêtraies-Sapinières, dont les relations avec le *Luzulo-Fagion* et l'*Abieti-Fagion* du continent restent encore à préciser, malgré l'excellente description de la végétation de l'île par Gamisans (1976) qui s'est attaché davantage à la définition de groupements phytosociologiques nouveaux qu'à une étude comparative avec d'autres massifs. Le Subalpin est asylvatique, comme dans l'ensemble des montagnes méditerranéennes, mais comporte au moins un caractère alpin, la remarquable extension de brousses à *Alnus viridis* ssp. *suaveolens*. Il n'y a pas d'étage supraforestier de type alpin, mais un étage altiméditerranéen où s'intriquent des

groupements d'affinités alpines en exposition Nord et des groupements de haute montagne méditerranéenne en versant Sud. Tout compte fait, cette montagne corse paraît beaucoup plus méditerranéenne que ne l'est par exemple la petite chaîne des Alpes apuanes située presque à la même latitude en bordure de l'Apennin toscan.

2 — LA LIMITE VIS-A-VIS DU DOMAINE ATLANTIQUE

A défaut d'une étude comparative générale des montagnes atlantiques (Cordillère Cantabrique, Grande-Bretagne et Irlande, Dorsale Scandinave), il n'est pas encore possible de proposer un modèle d'étagement atlantique et de le comparer à l'étagement alpin. L'éloignement géographique des deux systèmes montagneux est une difficulté supplémentaire ; la seule région où ils se trouvent en continuité est la longue chaîne pyrénéo-cantabrique, qui est également la seule partie des montagnes atlantiques où existe le Hêtre, cet excellent repère qui a été la clé de l'étude du système alpin.

L'étagement alpin peut s'appliquer, comme on l'a vu dans le chapitre XI, à la quasi-totalité des Pyrénées, sous quelques réserves concernant les influences méditerranéennes qui remontent dans les Pyrénées orientales et le caractère méditerranéo-continental des Sierras du Sud. Seule l'extrémité occidentale des Pyrénées paraît échapper à la règle générale : nous avons vu (fig. XII-8) qu'une coupure biogéographique peut être placée sur le méridien de 1° Ouest : en une vingtaine de kilomètres disparaissent le Sapin, le Pin à crochets, le Rhododendron et beaucoup d'espèces subalpines ou alpines. Les Hêtraies par contre se poursuivent beaucoup plus loin vers l'Ouest, jusqu'en Galice, mais leur extension altitudinale se lamine progressivement : les Chênaies remontent dans ce que l'on pourrait assimiler au Montagnard inférieur (comme elles le font aussi dans les montagnes britanniques, où elles échappent à la concurrence du Hêtre), et les Bouleaux prennent une extension importante dans tout l'étage montagnard. Ce qui pourrait équivaloir à l'étage subalpin est complètement dépourvu d'espèces arborescentes, et a peu de chose à voir avec le Subalpin des Pyrénées.

Nous ferons donc passer la limite occidentale du système alpin dans les Pyrénées occidentales, en laissant en dehors de ce système les montagnes basques et peut-être une partie de celles du Béarn et de la Navarre.

En raison de sa position très septentrionale, le cas du haut massif Scandinave sera évoqué plus loin seulement.

3 — LES LIMITES SEPTENTRIONALE ET ORIENTALE

Du côté du Nord et de l'Est, le système alpin est bordé par les grandes plaines allemande, polonaise, russe et ukrainienne. Il trouve donc ainsi ses limites naturelles, à moins que l'on ne puisse établir des analogies notables avec les chaînes situées beaucoup plus loin, au-delà de ces plaines : la Dorsale scandinave, l'Oural, le Caucase.

La comparaison avec la chaîne scandinave et avec la partie européenne (versant Ouest) de l'Oural est rendue très hasardeuse par le fait que de toutes les grandes espèces forestières du système alpin deux seulement, l'Épicéa et le Pin sylvestre, existent dans ces chaînes nordiques et que la large extension pan-européenne de ces deux espèces permet de penser qu'elles ont différencié dans les diverses régions du continent des écotypes différents entrant dans des écosystèmes qui ne sont pas forcément homologues. La haute montagne serait probablement plus comparable, car à l'existence des espèces arctico-alpines devrait logiquement correspondre celle de groupements arctico-alpins analogues : or il n'en est rien, et l'étage qui en Scandinavie ou dans l'Oural du Nord correspond à la fourchette de température de notre étage alpin est occupé par une végétation très différente, qui est une forme extrême de la toundra d'altitude dite "Gebirgstundra". Nous ne rappellerons pas ici les différences qui, malgré les similitudes thermiques, opposent les climats alpin et arctique ; de même, nous n'exposerons pas les caractères originaux de la toundra de montagne par rapport à la végétation alpine, la question se trouvant traitée, et la délimi-

tation de la Gebirgstundra indiquée, dans Walter (1974). Un véritable étage alpin n'existe peut-être que localement dans le haut massif sud-norvégien, ainsi que dans l'Oural méridional bien que la tonalité continentale extrême de ce dernier l'écarte beaucoup des chaînes centre-européennes.

Les étages inférieur et montagnard de la chaîne caucasienne présentent davantage d'analogies avec ceux des Alpes, et un certain parallélisme entre l'étagement des différentes parties de ces deux chaînes a pu être esquissé (Ozenda, 1976 — Grebenchtchikov, 1982). Mais les étages supérieurs sont par contre très différents entre Alpes et Caucase : la flore elle-même présente moins de points communs qu'entre les Alpes et l'Altai par exemple, et le Subalpin caucasien, dominé par les ceintures de Bouleau, s'éloigne beaucoup de celui du système alpin. Ce système paraît prendre fin, en l'état actuel de nos connaissances, à l'intérieur des Rhodopes bulgares dont la partie Nord-Ouest, notamment le Rila, est encore nettement conforme au modèle alpin, tandis que dans le Pirin commence un Subalpin de type balkanique à *Pinus peuce*, et que dans les Rhodopes de l'Est c'est le Montagnard lui-même qui, avec l'apparition de *Fagus moesiaca* et d'autres espèces orientales et avec la disparition de l'Épicéa (fig. XIII-8), annonce les chaînes du système pontique.



Fig.XIII-8. Répartition de l'Épicéa dans les Balkans. La limite orientale de cette espèce, qui coïncide à peu près avec la limite entre *Fagus sylvatica* et *F.moesiaca*, peut être considérée comme correspondant à la terminaison sud-orientale du système alpin (d'après Horvat et al.).

D — Sur une subdivision du système alpin en sous-ensembles

Il est tentant de chercher à subdiviser un ensemble aussi vaste que le système alpin, qui comprend la majorité des montagnes de l'Europe et fait presque figure de sous-continent. On pourrait objecter que les subdivisions sont évidentes puisque chaque chaîne constitutive du système a son originalité propre : ce serait prendre là, à mon sens, une position aussi stérile que celle, plusieurs fois dénoncée dans cet ouvrage, qui consiste à se satisfaire de l'élévation au rang d'associations distinctes d'une chaîne à l'autre de groupements en fait pratiquement identiques.

Il semble au contraire plus intéressant de reconsidérer cette subdivision sur des bases purement biogéographiques, en partant du principe que l'hétérogénéité de la chaîne alpine, qui n'a pas d'équivalent ailleurs dans le système alpin, et les relations que ses différentes parties ont avec les autres chaînes qui composent ce système, permettent de pousser plus loin (fig. XIII-9) ce qui vient d'être exposé dans les chapitres X à XII.

Ainsi, nous avons formulé plus haut, en conclusion du chapitre X, l'hypothèse d'un sous-ensemble péri-adriatique reposant sur les analogies entre les grilles de végétation des Alpes sud-orientales, des Alpes ligures, de l'Apennin du Nord et du Centre, et des Dinarides (fig. X-9). Nous avons insisté aussi sur le rapprochement entre les Préalpes du Nord et le Jura.

Entre ces deux couronnes préalpines Nord et Sud, la zone intra-alpine forme un ensemble assez original pour mériter de constituer à elle seule un sous-système distinct, différent de tout le reste du système alpin, tout au moins dans ses niveaux montagnard et subalpin inférieur.

L'arc hercynien paraît, pour des raisons climatiques (climat subatlantique) et lithologiques, former de la Silésie jusqu'aux Cévennes un autre sous-système assez homogène que nous avons même proposé de comparer à une sorte de chaîne unique qui serait simplement discontinue, mais dont il faudrait exclure toutefois la moitié occidentale, atlantique, du Massif Central français.

L'interprétation est plus confuse dans les montagnes du Sud de la France. Les Préalpes sud-occidentales (à l'exclusion des Alpes ligures qui se rapprochent du groupe péri-adriatique) sont nettement reliées aux Pyrénées, notamment par l'importance capitale qu'y prend le Subalpin à *Pinus uncinata*. Mais un tel sous-système, que l'on pourrait appeler pyrénéo-provençal et qui irait des Pyrénées de Navarre et de Béarn d'un côté, aux Préalpes dauphinoises de l'autre, est lui-même très hétérogène et il faudrait séparer de sa partie principale d'une part la frange subatlantique caractérisée notamment par les Hêtraies à *Euphorbia hybernica* de l'Ouest du Massif Central et du Nord des Pyrénées, d'autre part une frange méditerranéenne représentée par les parties les plus sèches des Pyrénées orientales et par les reliefs de Haute-Provence, qui forment peut-être un lobe septentrional des montagnes eu-méditerranéennes que nous avons exclues du système alpin.

Je pense qu'il y a dans ces quelques hypothèses l'amorce de directions de recherche prometteuses, et de toute façon dès maintenant le fondement possible d'une division géo-écologique de l'Europe du Centre et du Sud sur des bases plus élaborées que les divisions floristiques traditionnelles et quelque peu poussiéreuses dont se satisfont encore trop de biogéographes.

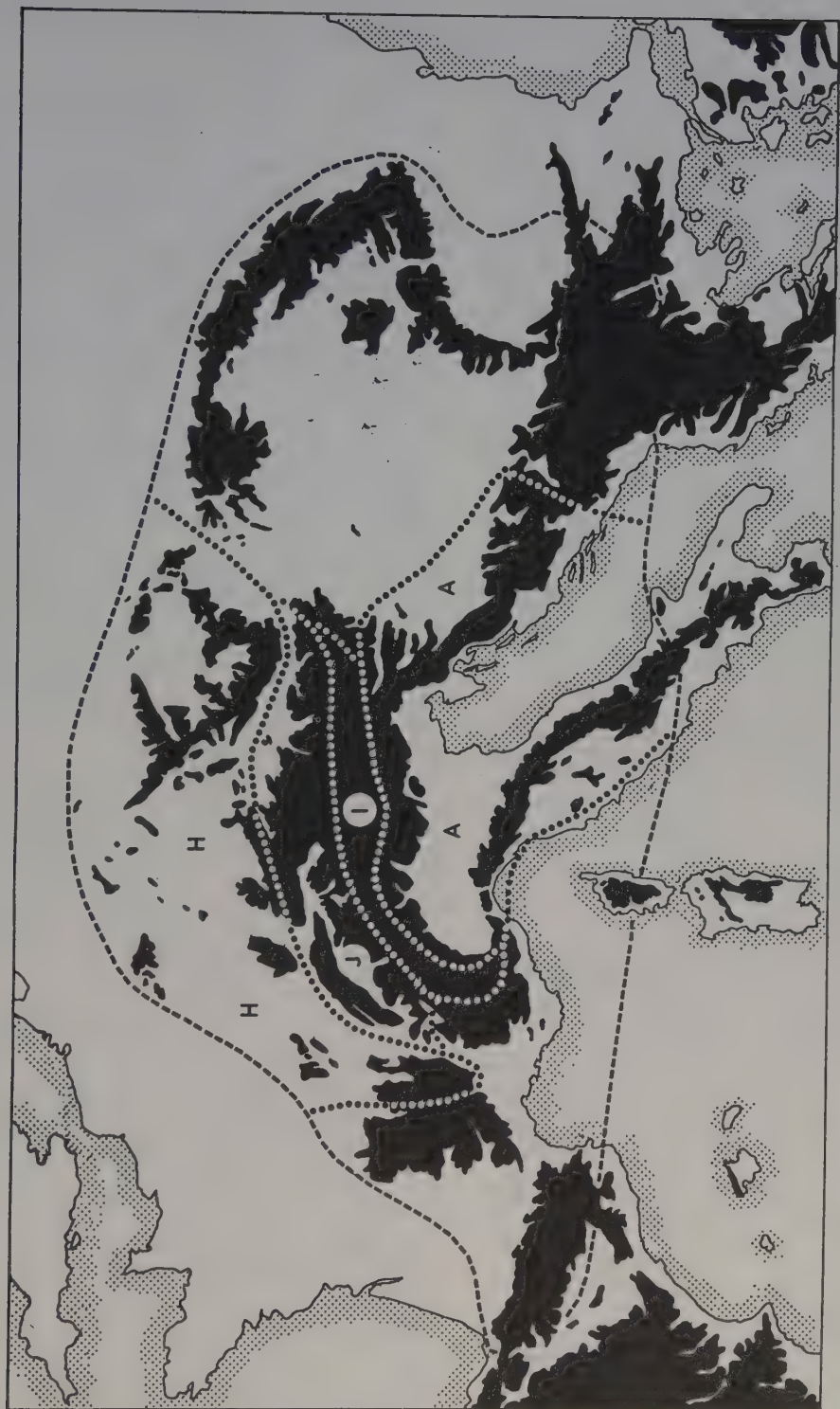


Fig.XII-9. Limites et subdivisions du système alpin, tel qu'il est défini dans ce chapitre. A, sous-système péri-adriatique; I, sous-système intra-alpin; J, sous-système nord-préalpin et jurassien; H, sous-système hercynien.

Bibliographie

- AICHINGER, E. 1932: Höhenstufenumkehr der Vegetation durch Frostdlöcher der montanen Stufe in den Karawanken.-Forstarchiv, 8.
- 1933: Vegetationskunde der Karawanken. Fischer, Iena, 314 p.
- 1958: Vom Kampfe des Waldes und der Verbreitung alpiner Pflanzen. Ver. z. Sch. d. Alpenfl. u. Tiere, 37, 139-149.
- AIME, S. et SARRAILH, J.M. 1974: Etude comparative du bilan hydrique de quelques bassins des Alpes du Sud. Première partie: le bilan hydrique selon THORNTHWAITE.- Ann.Mus.Hist.Nat. Nice, II, 57-75.
- ALLIER, C. et BRESSET, V. 1980: Les Hêtraies des Baronnies, des Préalpes de Digne et du pays de Seyne. Leur place dans les Alpes du Sud.- Ecologia mediterranea, 5, 113-146.
- ANTONIETTI, A. 1968: Le associazioni forestali dell'orizzonte submontano del Cantone Ticino su substrati pedogenetici ricchi di carbonati.- Mém. Inst. suisse de Recher. forest., 44, 83-226.
- ARCHILOQUE, A. et BOREL, L. 1965: Une série résiduelle du Genévrier thurifère dans les Alpes du Sud.- Doc. Carte Vég. Alpes, III, 119-132.
- ARQUILLIERE, S. 1983: Actions conjuguées du vent et de la neige sur la morphologie des arbres à la limite supérieure de la Pessière subalpine.- C.R. 108e Congrès Nat. Soc. Sav., fasc.II, 87-96.
- AUBERT, S., LUQUET, A. 1930: Etudes phytogéographiques sur la chaîne jurassienne. Recherches sur les associations végétales du Mt-Tendre. Grenoble, 50 pp.
- AUBERT, G., BOREL, L., LAVAGNE, A. et MOUTTE, P. 1965: Feuille d'Embrun-Est 1/50 000.- Doc. Carte Vég. Alpes, III, 61-86.
- AULITZKY, H. 1974: Les régions menacées des Alpes et les mesures de prévention.-Collection Sauvegarde de la Nature, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 118 pp.
- AVENA, G.C. et BLASI, C. 1980: Carta della Vegetazione del Massiccio del Monte Velino 1/25 000 (Appennino Abruzzese).-Cons.Nat.Ric., AQ/1/35, 18 pp.
- BACHASSON, B. 1975: Les peuplements forestiers des hautes vallées de l'Arve et du Giffre (Haute-Savoie).- D.E.S., Univ. Grenoble, 105 p.
- BALLELLI, S. et BIONDI, E. 1982: Carta della vegetazione del Foglio Pergola.- Consiglio Naz. delle Ricerche, Roma, 33 pp.
- BANNES-PUYGIRON, G. de, 1933: Le Valentinois méridional. Esquisse phytosociologique.- St.Intern. de Géobot. Médit. et Alp., 19, Montpellier, 200 p.
- BARBERO, M. 1970: A propos des Hêtraies des Alpes maritimes et ligures.- Ann. Fac. Sc. Marseille, XLIV, 43-78.
- 1979: Les remontées méditerranéennes sur le versant italien des Alpes.- Ecologia medit., 4, 109-132.
- BARBERO, M. et BONO, G. 1967: Groupements des rochers et éboulis siliceux du Mercantour-Argentera et de la chaîne ligure.- Webbia, 22, 437-467.
- 1970: Les Sapinières des Alpes maritimes, de l'Audoubert à la Ligurie et de la Stura au Tanaro.- Veröff. Bot. Inst. Rübel in Zürich, 43, 140-168.
- 1973: La végétation orophile des Alpes apuanes.- Vegetatio, 27, 1-48.
- BARBERO, M., BONO, G. et FERRARINI, E. 1970: Le Alpi apuane: i loro rapporti con le Alpi marittime et liguri, l'Appennino settentrionale, le Alpi orientali e Dinariche.- Arch.Bot.et Biog.Ital., XLVI, 135-152.
- BARBERO, M., BONO, G., OZENDA, P. et MONDINO, G.P. 1973: Carte écologique des Alpes au 1/100 000 Nice-Menton (R21) et Viève-Cuneo (R20).-Doc.Cart. Ecol., XII, 49-76.
- BARBERO, M. et CHARPIN, A. 1970: Sur la présence dans les Alpes ligures de groupements rélictuels à Carex firma Mygind ex Host et Carex mucronata All.-Fragmenta Floristica et Geobotanica, XVI, 137-149.
- BARBERO, M., GRUBER, M. et LOISEL, R. 1971: Les forêts caducifoliées de l'étage collinéen de Provence, des Alpes maritimes et de la Ligurie occidentale.- Ann.Univ. Provence, Sciences, XLV, 157-202.
- BARBERO, M., LEJOLY, J. et POIRION, L. 1977: Carte écologique des Alpes au 1/100 000. Feuille de Castellane.- Doc. Cart. Ecol., XIX, 45-64.
- BARBERO, M. et LOISEL, R. 1971: Contribution à l'étude des pelouses à Brome méditerranéennes et méditerranéo-montagnardes.-Ann.Inst.A.J.Cavanilles, XXVIII, 91-166.
- BARBERO, M., LOISEL, R. et QUEZEL, P. 1972: Etude phytosociologique des pelouses à Anthyllis montana, Ononis striata, Sesleria coerulea en France méridionale. - Bull. Soc. Bot. Fr., 119, 141-168.
- BARBERO, M., DU MERLE, P., GUENDE, G. et QUEZEL, P. 1978: Le massif du Ventoux (Vaucluse). Eléments d'une synthèse écologique. La Terre et la Vie, 21-38.
- BARBERO, M. et QUEZEL, P. 1976: Les peuplements sylvatiques naturels du Mont-Ventoux.- Doc. Phytosoc., Lille, 15-18, 1-14.
- BARTOLI, Ch. 1962: Première note sur les associations forestières du massif de la Grande-Chartreuse.- Ann. Ecole nat. Eaux et Forêts, Nancy, XIX, 327-383.
- BARTOLI, Ch. 1966: Etudes écologiques sur les associations végétales forestières de la Haute-Maurienne.- Ann. Sc. Forest., 23, 432-751.
- BAUDIERE, A. 1974: Les Hêtraies acidiphiles des Monts de l'Espinouze (Cévennes Occidentales). Composition floristique et relations avec les Chênaies caducifoliées.- Coll. Phytosociol., III, 1-16.
- BAUDIERE, A. et BONNET, A. 1963: Introduction à l'étude de la végétation des éboulis de la zone alpine des Pyrénées orientales.-Naturalia monspel., Bot., 15, 13-28.
- BAUDIERE, A., GESLET, A., CHIGLIONE, Cl. et NEGRE, R. 1973: La pelouse à Festuca eskia en Pyrénées centrales et orientales: esquisse taxinomique et écologique.- Acta bot. Acad. Sc. Hung., 19, 23-35.
- BAUDIERE, A. et KUPFER, Ph. 1968: Sur les peuplements d'Astragales épineux de la partie orientale de la chaîne pyrénéenne.- Bull.Soc.Neuch.Sc.Nat.91, 75-85.
- BAUDIERE, A. et SERVE, L. 1975: Les groupements à Carex curvula All. subsp. curvula des Pyrénées-Orientales et leur interprétation phytogéographique.- Coll. phytosociol., fasc. 9-14, 1-8 (Lille).
- BEAULIEU, J. de, 1978: Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises.- Thèse, Marseille, 358 p.
- BECKER, M., PICARD, J.F. et TIMBAL, J. 1981: La forêt.- Coll. verte Masson, Paris, 192 p.
- BEGUIN, Cl. 1970: Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura.- Thèse, Neuchâtel, 189 p.

- BERSET, J. 1969: Pâturages, prairies et marais montagnards et subalpains des Préalpes fribourgeoises.- Station Intern. de Géobot. Médit. et Alpine, 183, 55p.
- BERTOLANI-MARCHETTI, D. 1962: L'ambiente botanico degli itinerari del Monte Cimone.- Guido dell'Alto Appennino, 3-15.
- BISCHOF, N. 1981: Gemähte Magerrasen in der subalpinen Stufe der Zentralpen.- Bauhinia, 7, 81-128.
- BILLINGS, W.D. 1974: Adaptations and origins of alpine plants.- Arctic and Alpine Research, 6, 129-142.
- BLANCHARD, R. 1956: Les Alpes occidentales. VII-Essai d'une synthèse. Grenoble, Arthaud, 600 p.
- BOHN, U. 1981: Vegetationskarte der BRD 1/200 000, Blatt Fulda.- Schrift. f. Vegetationsk., 15, 1-330.
- BONIN, G., GAMISANS, J. et GRUBER, M. 1983: Etude des successions dynamiques de la végétation du Massif de la Sainte-Baume (Provence).- Ecologia mediterranea, IX, 129-172.
- BONO, G. 1965: La valle Gesso e la sua vegetazione (Alpi marittime).- 1: La Flora. Webbia, 20, 1-216.
- BONO, G. et BARBERO, M. 1976: Carta ecologica della Provincia di Cuneo (Scala 1/100 000).- Doc. Cart. Ecol., XVII, 1-48.
- BONO, G. et BARBERO, M. 1971: A propos des Cembrales des Alpes cottiennes italiennes, maritimes et ligures.- Allionia, 17, 97-120.
- BOREL, A. et POLIDORI, J.L. 1983: Le Genévrier thurifère (Juniperus thurifera L.) dans le Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes).- Bull. Soc. Bot. Fr., 103, 227-242.
- BORHIDI, A. 1971: Die Zönologie der Fichtenwälder von Ost-Südkarpaten.- Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 17, 287-319.
- BORZA, A.L. 1959: Flora și Vegetația vail Sabeșului.- Editura Acad. Rep. Pop. România, 300 p.
- BOȘCAIU, N. 1971: Flora și Vegetația Munților Țarcu Godeanu și Cernei.- Editura Acad. Rep. Pop. Soc. România, 494 p.
- BOURCET, J. 1984: Le Mélèze dans les Alpes internes. Revue forestière française, XXXVI, 19-32.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1948: La végétation alpine des Pyrénées orientales.- Cons. sup. de la Rech. scientifique., Barcelone, et SIGMA n°98, 306 p.
- 1949: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätien.- Vegetatio, 2, 341-360.
- 1953: Essai sur la végétation du Mont-Lozère comparée à celle de l'Aigoual.- Bull. Soc. Bot. Fr., 100, 46-59.
- 1954: La végétation alpine et nivale des Alpes françaises.- Etude botanique de l'étage alpin, 8e Congr. Int. Bot., Paris, 26-96.
- 1957: Ein Jahrhundert Florenzwandel am Piz Linard (3414 m).- Bull. Jard. bot. Etat Brux., vol. jub. Robyns, 221-232 et SIGMA n°137.
- 1961: Die inneralpine Trockenvegetation.- Fischer, Stuttgart, 273 p.
- 1969: Die Pflanzengesellschaften der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung.- Stat. Intern. Géobot. Médit. et Alp., n°185, 100 p.
- 1970: La végétation des Causses méridionales.- St. Intern. Géobot. médit. et alp., n°186, et Pireneos 95, 47-74.
- BRAUN-BLANQUET, J., ROUSSINE, N. et NEGRE, R. 1951: Les groupements végétaux de la France méditerranéenne.- Montpellier, CNRS, 297 p.
- BRESOLES, P. 1967: Contribution à l'étude des étages de végétation du Mont-Lozère. 23p.
- BRESINSKY, A. 1965: Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelementes im Vorland nördlich der Alpen.- Ber. d. Bay. Bot. Ges., 38, 1-67.
- BRESSET, V. 1971: Les forêts de Sapins du Boréon. Etude phytosociologique et pédologique.- Riviera Scientif., 58, 9-24.
- BRESSOUD, B. et TROTIEREAU, A. 1984: Le Caricion bicolari-atrofuscae, alliance arctico-alpine, dans les marais du massif de la Vanoise et des régions limitrophes.- Trav. sc. Parc Nat. Vanoise, XIV, 9-47..
- BRUNO, F., FURNARI, F. et GIACOMINI, V. sans date: Carta della vegetazione del versante Sud-Est di M. Portella (Gran Sasso d'Italia), 1/3 300.- Cons. Naz. Ric., Roma.
- BUGNON, F. et RAMEAU, J.Cl. 1974: Les forêts acidiphiles du Morvan.- Coll. Phytosoc., Lille, III, 45-52.
- BUICULESCU, I. 1972: Associatiile de Tufarisuri subalpine din Masivul Piatra Mare.- Studii Cerceteri de Biol., Seria Bot., 24, 483-506.
- CADEL, G. 1980: Séries de végétation et sols du Subalpin Briançonnais sur roches-mères silico-alumineuses. Comparaison avec la Maurienne et la Tarentaise.- Bull. Ass. Fr. ét. du sol, 249-264.
- CADEL, G. et GILOT, J.Cl. 1963: Carte de la végétation des Alpes, Feuille Briançon 1/100 000.- Doc. Carte Vég. Alpes, I, 91-140.
- CADEL, G., OZENDA, P. et TONNEL, A. 1963: Feuille de St-Bonnet (XXXIII-37). Doc. Carte Vég. Alpes, I, 47-89.
- CARBIENER, R. 1962: Les sols et la végétation des "chaumes" du sommet du Champ de Feu (Vosges centrales).- Bull. Ass. Fr. ét. du Sol, 18-33.
- 1963: Remarques sur un type de sol encore peu étudié: le "Ranker cryptopodzolique" de l'étage subalpin des massifs hercyniens français.- C.R. Acad. Sc., 256, 977-979.
- 1963: Les sols du massif du Hohneck. Leurs rapports avec le tapis végétal.- Centenaire Assoc. Philomatique d'Alsace et de Lorraine, 103-154.
- 1966: La végétation des Hautes Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, les sols et la géomorphologie. Comparaison avec la végétation subalpine d'autres massifs montagneux à climat allochtone d'Europe occidentale.- Thèse, Paris-Orsay.
- 1966: Relations entre cryoturberie, solifluxion et groupements végétaux dans les Hautes-Vosges (France).- Oecol. Plant., I, 335-368.
- 1969: Subalpine primäre Hochgrasprärien im herzynischen Gebirgsraum Europas, mit besonderer Berücksichtigung der Vögesen und des Massif Central.- Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgem., 14, 322-345.
- 1970: Frostmusterböden, Solifluktion, Pflanzengesellschafts-Mosaik und -Struktur, erläutert am Beispiel der Hochvogesen.- Intern. Ver. f. Vegetationsk., Sympos. 1966.
- CASTERAS, M. 1974: Les Pyrénées, in Debeldmas, Géologie de la France.- Doin, Paris, 296-345.
- CARLES, J. 1951: Carte de la Végétation de la France, n°59, Le Puy.- CNRS, Toulouse.
- CERNUSKA, A. 1977: Bodenstruktur, Mikroklima, und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern.- Veröff. d. Osterr. MaB-Hochgebirgsprogrammes, 1, 25-45.
- 1979: Ökologische Auswirkungen von Schipisten und deren Berücksichtigung in Raumplanung und Umweltschutz.- MaB-6-Projekt "Alpine Ökosysteme", 38 p.
- CHARPIN, A. 1968: Le Carex firma et le Caricetum firmæ Br.Bl. dans les Préalpes des Bornes (Haute-Savoie).- Candollea, 23, 121-130.
- CHOUARD, P. 1942 et 1943: Le peuplement végétal des Pyrénées Centrales. I. Les montagnes calcaires de la vallée de Gavarnie.- Bull. Soc. Bot. Fr. 89, 257-260 et 90, 25-29.
- 1948: Coup d'oeil sur les groupements végétaux des Pyrénées centrales.- Bull. Soc. Bot. Fr., 96 (10), 145-155.
- 1950: Esquisse de la géographie botanique du plateau karstique de Caussols (Alpes-Maritimes).- Bull. Soc. Bot. Fr., 97 (10), 202-224.
- CLERC, J. 1964: Feuille de Grenoble 1/50 000.- Doc. Carte Vég. Alpes, II, 37-68.
- CREDARO, V. et PIROLA, A. 1975: La vegetazione della Provincia di Sondrio.- Amministr. Prov. Sondrio, 104p.
- CUSSET, G. et LACHAPPELLE, B. de, 1961 et 1962: Etudes botaniques dans les Monts Dores.- Rev. Sc. Nat. Auvergne, 27, 82 p. et 28, 81 p.

- DAVID, B. 1979: Carte écologique des Alpes: Feuille Albertville 1/50 000 (Savoie).- Doc. Cart. écol., XXI, 95-125.
- DEBELMAS, J. et LEMOINE, M. 1964: La structure tectonique et l'évolution paléogéographique de la chaîne alpine d'après les travaux récents. Information scientifique, 1, 33 p.
- DELPECH, R. 1976: Recherches sur la végétation des alpages (inventaire et typologie, utilisation, potentialité, valeur bio-indicatrice, dynamique et expérimentation).- Trav. Scient. du Parc Nat. de la Vanoise, VII, 69-90.
- 1977: Recherches documentaires sur la productivité herbagère des alpages de haute montagne.- Trav. scient. Parc Nat. Vanoise, VIII, 41-65.
- DENDALETCHÉ, Cl. 1972: Le peuplement végétal des montagnes entre les pics d'Anie et d'Orhy (Pyrénées occidentales): notes écologiques, floristiques et phytocénologiques.- Pirineos, 105, 11-26.
- DE VALK, E.J. 1981: Late Holocene and present Vegetation of the Kastelberg (Vosges, France).- Pressa Trajectina, Utrecht, 294 p.
- DOBREMEZ, J.F. 1967: Feuille de Beaurepaire (XXI-34). Doc. Cart. Vég. Alpes, V, 173-205.
- DOBREMEZ, J.F. et VARTANIAN, M.C. 1974: Climatologie des séries de végétation des Alpes du Nord.- Doc. Cart. Ecol., XIII, 29-48.
- DOCHE, B. 1979: L'Aubrac: Ecologie et carte de la végétation à 1/100 000.- CNRS, Paris, 124 p.
- DOMIN, K. 1933: Die Vegetationsverhältnisse des Bucagi in den rumänischen Südkarpathen.- Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zurich, 10, 96-144.
- DONITA, N. 1965: Vegetationsstufen in den Karpaten Rumäniens.- Rev. Roum. Biol., sér. Bot., 10.
- DORNE, A.L. 1968: Influence de la température sur la germination des graines de *Silene inflata* et *Alyssoides utriculatum*, récoltées à différentes altitudes.- Bull. Soc. Bot. Fr., 115, 489-500.
- 1977: Influence de l'altitude de développement de quelques plantes sur l'aptitude à la germination de leurs semences. Etude plus particulière de *Chenopodium bonus-henricus* L.- Thèse de Doct. ès-Sciences, Grenoble, 181 p.
- DOUGUEDROIT, A. et de SAINTIGNON, M.F. 1970: Méthode d'étude de la décroissance des températures en montagne de latitude moyenne: exemple des Alpes françaises du Sud.- Rev. Géogr. Alp., Grenoble, LVIII, 453-472.
- DRESCH, J., ELHAI, H. et DENEFLÉ-LABIOLE, M. 1967: Analyse pollinique de quatre tourbières du Ballon d'Alsace (Vosges, France).- C.R. Soc. Biogéogr., 375-376, 78-89.
- DUCHAUFOR, Ph. 1948: Recherches écologiques sur la Chênaie atlantique française.- Ann. Ecole Nat. Eaux et Forêts, 332 p.
- 1983: Pédogénèse et classification. Masson, Paris, 491 p.
- DUGELAY, A. 1948: L'Ostrya carpinifolia dans les Alpes-Maritimes.- Rev. Forest. 359-438.
- DUPIAS, G. 1969: Notice détaillée de la feuille Rodez.- Carte de la Végétation de la France au 1/200 000. CNRS, Paris, 117 p.
- 1975: Fleurs des Pyrénées.- SAEP, Colmar, 203 p.
- 1977: Atlas floristique du Parc national des Pyrénées occidentales.- 1. Etage alpin, 67 p.
- 1981: Fleurs du Parc national des Pyrénées occidentales. Etage subalpin, 1ère partie, Pau, 183 p.
- DURIN, L. 1962: Les groupements à *Buxus* du Bas Chablais.- Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 95, 85-107.
- DUVIGNEAUD, P. 1953: Les groupements végétaux de la France méditerranéenne, in "Notes sur la Végétation Rég. Médit. Fr."- Les Naturalistes Belges, 34, 205-233.
- EGGLER, J. 1951: Walduntersuchungen in Mittelsteiermark (Eichen- und Föhren-Mischwälder).- Mitt. naturwiss. Ver. f. Steiermark, n°79-80.
- ELLENBERG, H. 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Ulmer, Stuttgart, 943 p.- Id., 2è éd., 1978, 950 p.
- ELLENBERG, H. et KLÖTZLI, F. 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz.- Mém. Inst. suisse de Rech. forest., 48, 589-930.
- ENGLER, A. 1903: Die Pflanzen-Formationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpen.- Notizblatt Königl. bot. Gartens u. Mus. zu Berlin, VII, 1-96.
- EM, H. 1970: Höhengürtel in der Vegetation der Hochgebirge Mazedoniens.- Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Gesells. f. Vegetationskunde, 11, 33-44.
- FAURE, Ch. 1968: Feuille de Vif 1/50 000.- Doc. Carte Vég. Alpes, VI, 7-69.
- FAVARGER, Cl. 1972: La Flore et la Végétation, in Guide du naturaliste dans les Alpes, 113-232. Delach. et Niest., Neuchâtel.
- FENAROLI, L. 1971: Flora delle Alpi.- Martello, Milan, 429 p.
- FENAROLI, L. et GIACOMINI, V. 1958: Conosci l'Italia: la Vegetazione.- T.C.I., Milan, 272 p.
- FERRARINI, E. 1972: Carta della Vegetazione delle Alpi apuane e zone limitrofe. Note illustrative.- Webbia, 27, 551-582.
- 1982: Carte della Vegetazione dell'Appennino toscano-emiliano 1/50 000.- Bull. Mus. Sc. Nat. Lunig., II, 5-25.
- FEURSTEIN, G. 1971: The economic and social situation in the Alpine regions of Central Europe.- Conseil de l'Europe, Strasbourg.
- FIRBAS, F. 1947: Über diaspätozeitlichen Verschiebungen der Waldgrenze.- Naturwiss., 34, 114-118.
- FLAHAUT, Ch. 1897: La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française. Lechevalier, Paris.
- FLEURY, Ph. 1983: La phénologie des espèces des prairies montagnardes du Beaufortin (Savoie) utilisée comme indicateur microclimatique et agronomique.- 108è Congrès Soc. Sav., Grenoble, II.
- FLIRI, F. : 1974: Niederschlag und Lufttemperatur im Alpenraum.- Wiss. Alpenvereinshefte 24, 109 p.
- 1975: Das Klima der Alpen im Raume von Tirol. Monogr. z. Landesk. Tirols, I, 454 p.
- FOSSATI, A. 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen.- Veröff. d. Geobot. Inst. ETH, Zurich, 73, 186 p.
- FOURCHY, P. 1952: Ecologie du Méléze, particulièrement dans les Alpes françaises.- Ann. Ec. Nat. Eaux et Forêts, XIII, 1-137.
- FOURNIER, J. et RICHARD, L. 1983: La température du sol, facteur de caractérisation des groupements végétaux.- C.R. 108è Congrès Nat. Soc. Sav. (Sciences), II, 97-107.
- FRANCALANCIA, C. et ORSOMANDO, E. 1981: Carta della vegetazione del foglio Spoleto 1/50 000.- Cons. Nat. Ric., AQ/1/84, 25 p.
- FRANZ, H. 1979: Ökologie der Hochgebirge.- Ulmer, Stuttgart, 495 p.
- FRENZEL, B. et al. 1972: Vegetationsgeschichte der Alpen.- Fischer, Stuttgart, 188 p.
- FUKAREK, P. 1970: Beitrag zur Kenntnis der oberen Waldgrenze in einigen Gebirgszügen der südlichen Dinariden.- Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Gesells. f. Vegetationskunde, 11, 45-54.
- GALLAND, P. 1982: Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc National suisse.- Thèse, Neuchâtel, 177 p.
- GAMISANS, J. 1976: La végétation des montagnes corses.- Phytocoenologia, 3, 425-498 et 4, 35-179 et 317-432.
- GAMS, H. 1931-1932: Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen.- Zeitsch. d. Ges. f. Erdkunde, 1931, 321-346 et 1932, 52-68 et 178-198.
- 1967: Les types de tourbières des Alpes.- C.R. Soc. Biogéogr., n°375-376, 89-92.

- 1973: Aus der Geschichte der Moorforschung in den Alpen.- Veröff. d. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zurich, 51, 96-100.
- 1975: Vergleichende Betrachtung europäischer Ophiolith-Fluren.- Veröffentl. d. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zurich, 55, 117-140.
- GAUSLAA, Y. 1984: Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants.- *Holarctic ecology*, 7, 1-78.
- GAUSSEN, H. 1926: *Végétation de la moitié orientale des Pyrénées*. Lechevalier, Paris, 552 p.
- 1948: Carte de la végétation de la France, feuille n°78, Perpignan. CNRS, Toulouse.
- 1954: *Géographie des plantes*, 2è édit. Armand Colin, Paris, 224 p.
- 1954: Théories et classification des climats et microclimats.- C.R. du 8è Congr. Internat. de Bot., sect.7, 125-130, Paris.
- 1956: La végétation des Pyrénées espagnoles.- Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel Zurich, 31, 90-123.
- 1964: Carte de la végétation de la France, 1/200 000 feuille 77 Foix. CNRS, Toulouse.
- GEHU, J.M., RICHARD, J.L. et TÜXEN, R. 1972: Comptendu de l'excursion de l'Association internationale de Phytosociologie dans le Jura en juin 1967.- *Doc. phytosoc.*, I, 1-44 et II, 1-50.
- GEISLER, P. 1976: Zur Vegetation alpiner Fließgewässer.- *Beit.z.Kryptogamenfl.d.Schweiz*, 14, 52 p.
- GENSAC, P. 1967: Les forêts d'Epicéa de Tarentaise.- *Rev. Gén. Bot.*, 74, 425-528.
- 1970: Les pessières de Tarentaise comparées aux autres pessières alpestres.- Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 43, 104-139.
- 1974: Catalogue écologique des plantes vasculaires du Parc National de la Vanoise et des régions limitrophes.- *Trav.scient. du Parc Nat. Van.*, IV, 1-232.
- 1977: Sols et séries de végétation dans les Alpes nord-occidentales (partie française).- *Doc. Cart. Ecol.*, XIX, 21-44.
- GENTILE, S. 1974: Ricerche sui faggeti dell'Apennino ligure.- *Notiziario della Soc. Ital. di Fitosociologia*, 9, 131-138.
- GERDOL, R. et PICCOLI, F. 1980: Contributo alla Conoscenza delle Faggete del Monte Baldo.- *Not. della Soc. Ital. di Fitosociol.*, 16, 39-45.
- GIACOMINI, V., PIROLA, A. et WIKUS, E. 1962: I pascoli di altitudine dello Spluga.- *Delpinca*, nuova serie, 4, 233-304.
- GILOT, J.C. 1967: Note écologique sur divers groupements à Rhododendron ferrugineum L. se développant sur substrat calcaire: exemple des Préalpes occidentales françaises.- *Oecol. Plant.* 2, 139-162.
- 1972: Note sur la Cembraie de Chamrousse (Isère) et la végétation environnante.- *Doc. Carte Vég. Alpes*, X, 25-40.
- GIORDANO, A., MONDINO, G.P., PALENZONA, M., ROTA, L. et SALANDIN, R. 1974: Ecologia ed utilizzazioni prevedibili della Valle di Susa.- *Ann. Ist. Sperim. per la silvicultura*, Arezzo, V, 85-196.
- GLAVAC, V. et BOHN, U. 1970: Quantitative vegetationskundliche Untersuchungen zur Höhengliederung der Buchenwälder im Vogelsberg.- *Bundesanst. f. Vegetationsk.*, V, 135-192.
- GOBERT, J., OZENDA, P., THIEBAUT, M. et TONNEL, A. 1963: Feuille de la Chapelle en Vercors.-*Doc. Carte Vég. Alpes*, II, 25-46.
- GOBERT, J. et PAUTOU, G. 1969: Feuille de Vaison la Romaine.-*Doc. Carte Vég. Alpes*, VII, 145-194.
- GORCHAKOVSKI, P.L. 1966: La flore et la végétation de la chaîne de l'Oural (en russe).- *Travaux Inst. Biol. Oural, Acad. Sc., Sverdlovsk*, 270 p.
- GRUBER, M. 1978: La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales.- Thèse, Marseille, 303 p.
- GUICHONNET, P. 1962: La population de la Haute-Savoie en 1962 et l'évolution démographique depuis 1948.- *Rev. Géogr. alpine*, 25-52.
- GUINIER, Ph. 1906: Le roc de Chère. Etude phytogéographique.- *Revue savoisiennne*, Annecy, 124 p.
- GUINOCHET, M. 1938: Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes).- Thèse, Grenoble, 458 p.
- GUINOCHET, M. et DROUINEAU, G. 1944: Notes sur le sol et la végétation aux environs d'Antibes (Alpes-Maritimes).- *Rec. des Trav. Inst. Bot. Montpellier*, I, 22-40.
- HARTL, H. 1970: Südliche Einstrahlungen in die Pflanzenwelt Kärntens.- *Mitt. d. Naturwissensch. Ver. f. Kärnten*, 30, 75 p.
- 1975: Die Vegetation Kärntens.- *Die Natur Kärntens*, Klagenfurt, 229-283.
- 1983: Einige ostalpine Vorkommen des Goldschwingelrasens (*Hypochaeris uniflora*-*Festucetum paniculatae* Hartl 1983).- *Carinthia*, 43-54.
- HARTMANN, F.K. 1974: Mitteleuropäische Wälder.- Fischer, Stuttgart, 214 p.
- HARTMANN, F.K. et JAHN, G. 1967: Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen.- Fischer, Jena, 2 vol.
- HARTMANN, F.K. et SCHNELLE, F. 1970: Klimagrundlagen natürlicher Waldstufen und ihrer Waldgesellschaften in deutschen Mittelgebirge.- Fischer, Stuttgart, 176p.
- HEISELMAYER, P. 1979: Die Lindenwälder im Val Bavona (Tessin).- Veröff. d. Geobot. Inst. d. ETH Stiftung Rübel, Zurich, 46, 90-116.
- HOFMANN, A. 1974: Dalle Madonie alle Alpi giulie attraverso le faggete italiane.- *Notiz. della Soc. Ital. di Fitosoc.*, 9, 3-14.
- HORVAT, I. 1962: Vegetacija planina zapadne Hrvatske (Végétation des montagnes de Croatie occidentale).- *Prirudoslovna Istrazivanja* 30, 1-179.
- HORVAT, I., GLAVAC, V. et ELLENBERG, H. 1974: Vegetation Südosteuropas.- Fischer, Stuttgart, 768 p.
- HUBER, B. 1960: Im Orneto-Ostryon des mittleren Eisack.-und oberen Etschtales.- *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft*, 62, 1-15.
- HULTEN, E. 1950: Atlas of the distribution of vascular plants in the NW Europe.-*Kartografiska Institut, Stockholm*, 511 p.
- HUMBERT, H. 1950: Dauphiné méridional : vallée de la Durance, Briançonnais, Gapençais, Dévoluy, Trièves.- *Bull. Soc. Fr.*, 98 (10), 109-116.
- HUML, O., LEPS, J., PRACH, K. et RESMANEK, M. 1979: Zur Kenntnis der Quellfluren, alpinen Hochstaudenfluren und Gebüsches der Fagaras-Gebirges in den Südkarpaten.- *Preslia*, 51, 35-45.
- ISSLER, E. 1942: Vegetationskunde der Vogesen.- *Pflanzensoz.*, V, 192 p.
- JACAMON, M. et TIMBAL, J. 1977: Carte de la Végétation de la France, feuilles n°27, NANCY et n°35, METZ.- CNRS, Toulouse.
- JACQUIER, J.P. et JOUGLET, C. 1976: Recherches sur les écosystèmes montagnards: Productivité des pâturages de haute altitude.- *Inst. nat. d'études rurales mont.*, Grenoble, n°98, 405 p.
- JAKUCS, P. 1961: Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. *Akademiai Kiado, Budapest*, 314 p.
- JALUT, G. 1969: La végétation dans les Vosges, le Jura, les Alpes septentrionales et les Pyrénées pendant le Tardiglaciaire et le Post-glaciaire.- VIIe Congr. Intern. de l'INQUA, Paris, 8 p.
- 1974: Evolution de la végétation et variations climatiques durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées.- Thèse, Toulouse, 181 p.

- JANSSEN, C.R. 1981: Contemporary pollen assemblages from the Vosges (France).- Rev. of Paleobot. and Palyn., 33, 183-313.
- KERNER, A., KRAL, F. et MAYER, H. 1973: Das inner-alpine Vorkommen der Tanne im Vintschgau.- Centralbl. f. das Gesamte Forstwesen, 3, 129-163.
- KAWECKA, B. 1974: Effect of organic pollution on the development of diatom communities in the alpine streams Finstertaler and Gurgler Ache (Northern Tyrol, Austria).- Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck, 61, 71-82.
- KLEIN, J.C. 1979: Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'étude phytosociologique de l'étage alpin des Pyrénées centrales.
- KLIKA, J. 1938: Xerotherme Pflanzengesellschaften der Kovacover Hügel in der Südslowakei.- Beih. Bot. Centrab. 58, 435-465.
- KLÖTZLI, F. 1970: Über einige Moore und Quellsümpfe der Westalpen.- Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 43, 166-185.
- KÖSTLER, J.N. et MAYER, H. 1970: Waldgrenzen im Berchtesgadener Land.- Ver. z. Schutze d. Alpenpfl. und-Tiere, 35, 35 p.
- 1974: Wälder im Berchtesgadener Land. München, 42 p.
- KRAL, F. 1971: Pollenanalytische Untersuchungen zur Waldgeschichte des Dachsteinmassivs.- Veröff. des Inst.f.Waldbau der Univ. Bodenkultur in Wien, 145 p.
- 1979: Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen auf Grund der bisherigen Pollenanalyse.-Veröff. Inst.f.Waldbau d.Univ.f.Bodenkultur in Wien, 175 p.
- KUGLER, H. 1971: UV-Musterungen bei Alpenblumen.- Ver. z. Schutze d. Alpenpfl. u. -Tiere, 36, 61-65.
- KUOCH, R. 1954: Wälder der schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne.- Ann. Inst. Fed. Rech. Forest., 30, 1-314.
- KUOCH, R. et AMIET, R. 1970: Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen.- Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes., 41, 63-85.
- KUPFER, Ph. 1974: Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées.- Boissiera, 23, 1-322.
- LABROUE, L. 1976: Etude écologique des sols alpins du Pic du Midi de Bigorre.- Thèse, Toulouse, 230 p.
- LACOSTE, A. 1964: Premières observations sur les associations subalpines des Alpes-Maritimes: étude phytosociologique des pelouses sèches basophiles.- Bull. Soc. Bot. Fr., 111, 61-69.
- 1967: Les groupements méditerranéo-montagnards à Lavandula angustifolia Mill. et Genista cinerea (Will.) DC. dans les bassins supérieurs et moyens du Var et de la Tinée (Alpes-Maritimes).- Bull. Soc. Bot. Fr., 114, 95-102.
- 1971: Les groupements à Festuca spadicea (L.) des Alpes-Maritimes et la définition d'un Festucetum spadiceae des Alpes austro-occidentales.- Actes du colloque sur la Flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne.- Ann. Univ. Besançon, 125, 45-62.
- 1972: La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Application de l'analyse multidimensionnelle aux données floristiques et écologiques.-Thèse, Paris-Orsay, 295 p.
- LAKUSIC, R. 1969: Vergleich zwischen den Elyno-Seslerietea Br.Bl. der Apenninen und der Dinariiden.- Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Pflanzensoz. Arbeitsgem., 9, 133-143.
- LANG, H.P.; 1967: Grundlagen zum Baumartenwahl im vorderen Flysch-Wienerwald.- Diss. Hochschule f. Bodenkultur, Wien.
- LANG, G. et OBERDORFER, E. 1961: Vegetationskundliche Karte des oberen Wutachgebietes (Ostschwarzwald-Baar). Karlsruhe.
- LARCHER, W., CERNUSCA, A. et SCHMIDT, L. 1973: Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck.- Ökosystemforschung, 175-194.
- LASCOMBES, G. 1966: Les facteurs de la morphogénèse végétale à haute altitude.- Oecologia Plantarum I, 275-300.
- LASEN, C., PIGNATTI, E., PIGNATTI, S. et SCOPEL, A. 1977: Guido botanica delle Dolomiti di Feltra e di Belluno.- Manfrini, Trento, 187 p.
- LAVAGNE, A., ARCHILOQUE, A., BOREL, L., DEVAUX, J.P., MOUTTE, P. et CADEL, G. 1983: La végétation du Parc naturel du Queyras. Carte phytogéographique au 50 000.- Biol. Ecol. médit., X, 175-248.
- LEGROS, J.P. et CABIDOCHÉ, Y.M. 1977: Les types de sols et leur répartition dans les Alpes et les Pyrénées cristallines.-Doc. Cart. Ecol., XIX, 1-19.
- LEJOLY, J. 1975: Phytosociologie écologique en moyenne montagne méditerranéenne. La région d'Entrevaux-Peyresq (Alpes de Haute-Provence).- Thèse, Bruxelles, 2 vol., 594 p.
- LEMEÉ, G. et CARBIENER, R. 1956: La végétation et les sols des volcans de la chaîne des Puys.- Bull. Soc. Bot. Fr., 103, 7-29.
- LEROY, R. 1957: Les forêts des Alpes françaises.- Rev. Géogr. Alp., 45, 441-557.
- LIPPERT, W. 1966: Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes Berchtesgaden.- Ber. Bayer. Bot. Ges., XXXIX, 67-122.
- 1981: Fotoatlas der Alpenblumen.- Gräfer u. Unger, München, 260 p.
- LÜDI, W. 1944: Die Gliederung der Vegetation auf der Apenninenhalbinsel, insbesondere der montanen und alpinen Höhenstufen.- In Rikli, Pflanzenkleid der Mittelmeerränder, 573-596.
- 1945: Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des grossen Aletschgletschers. Veröff.Geobot.Forsch.Inst. Rübel in Zürich, 35-112.
- 1956: Einige Betrachtungen zur Pflanzenwelt der alpinen Höhenstufe in Spanien.- Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel Zürich, 31, 186-198.
- 1958: Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizeralpen.- Flora, 146, 387-407.
- LUQUET, A. 1926: Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du Massif des Monts-Dores.- Brilliard, Saint-Dizier, 263 p.
- MARCHESONI, V. 1957: Storia climatico-forestale dell' Apennino Umbro-Marchiziano.-Ann.Bot., XXV, 459-497.
- MARGL, H. 1973: Waldgesellschaften und Krumholz auf Dolomit.- Angew. Pflanzensoz., XXI, 3-50.
- MARINCEK, L. 1981: Predalpski Godz bukve in velike Mrtnje Koprive v. Sloveniji. (La Hêtraie préalpine en Slovénie).- Razprave, XXIII, 61-96.
- MARTIN-BOSSE, H. 1967: Schwarzföhrenwälder in Kärnten.- Angew. Pflanzensoz., XX, 1-97.
- MATHON, Cl.-Ch. 1952: Etude phytosociologique de la Montagne de Lure.- Thèse, Toulouse.
- MAURER, W. 1966: Flora und Vegetation des Serpentinegebietes bei Kirchdorf in Steiermark.- Mitt. Landesmus. Joanneum in Graz, 25, 15-76.
- MAYER, H. 1959: Waldgesellschaften der Berchtesgadener Kalkalpen.- Mitteilungen aus der Staatsforstverwaltung Bayerns, 30, 164-216.
- 1963: Tannenreiche Wälder am Nordabfall der mittleren Ostalpen.- München, Bayer. Landwirtschaftsverlag, 208 p.
- 1966: Waldgeschichte des Berchtesgadener Landes (Salzburger Kalkalpen).- Beihefte z. Forstwissenschaft. Centralblatt, 22, 42 p.
- 1974: Wälder des Ostalpenraumes.- Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, 344 p.

- 1976: Gebirgswaldbau. Schutzwaldpflege.- Fischer, Stuttgart, 436 p.
- 1977: Karte der natürlichen Wälder des Ostalpenraumes 1/600 000.- Centralbl. f. d. Gesamte Fortwesen, 94, 147-153.
- MAYER, H., FELDNER, R. et GROBL, W. 1967: Montane Fichtenwälder auf Hauptdolomit im Naturschutzgebiet Ammergauer Berge.- Ver. z. Sch. der Alpenfl. u. Tiere, 32, 1-25.
- MAYER, H. et HOFMANN, A. 1969: Tannenreiche Wälder am Südadfall der mittleren Ostalpen.- BLV-Verlagsges., München.
- MAYER, H., SCHLESINGER, B. et THIELE, K. 1967: Dynamik der Waldentstehung und Waldzerstörung auf den Dolomit-Schuttfächen im Wimbachgries (Berchtesgader Kalkalpen).- Ver. z. Schutze der Alpenfl. u. Tiere, 32, 29 p.
- MERMULLER, H. 1952: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen.- München, 105p.
- 1963: Gustav Hegi's Alpenflora, 19 Aufl.- Hanser, München, 112 p.
- MEUSEL, H. 1968: Geobotanische Beobachtungen in den Südost-Karpaten.- Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch., 8, 175-210.
- MICHALKO, J., BERTA, J., MAGIC, D. et MAGLOCKY, S. 1979: Carte de la Végétation potentielle de la Slovaquie à 1/500 000.- Ustar experimentalneg biologie a ekologie SAV, Bratislava.
- MIKYSKA, R. et al. 1968: Geobotanische Karte der Tschechoslovakei. 1-Böhmische Länder. Vegetace CSSR, Acad. Sc. Tchecosl., 133-195.
- MOHR, E. 1961: Die Gastettneralm - der mitteleuropäische "Kältepol".- Ver. z. Schutz d. Alpenpf. und - Tiere, 26, 38-42.
- MOIROUD, A. et GONNET, J.F. 1977: Jardins de glaciers. Allier, Grenoble, 126 p.
- MOLINIER, R. 1934: Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale.- Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, S.I.G.M.A., 27.
- 1958: Le massif de la Sainte-Baume. Considérations d'ensemble d'après la nouvelle carte au 1/20 000.- Bull. Museum Hist. Nat. Marseille, 18, 45-104.
- 1963: Vue d'ensemble sur la végétation du Grand et du Petit Lubéron (Vaucluse).- Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 23, 5-28.
- 1967: La végétation des gorges du Verdon.- Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 27, 1-91.
- MONDINO, G.P. 1965: La vegetazione della valle Grana (Alpi Cozie).- Allionia, 10, 115-170 et 183-264.
- MONTACCHINI, Fr. 1972: Lineamenti della vegetazione dei boschi naturali in Valle di Susa.- Allionia, XVIII, 195-252.
- MONTSERRAT, P. et VILLAR, L. 1975: Les communautés à Festuca scoparia dans la moitié occidentale des Pyrénées (notes préliminaires).- Doc. Phytosoc. 9-14, 207-221.
- MOSER, W. 1970: Öko-physiologische Untersuchungen en Nivalpflanzen.- Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Gesells. f. Vegetationskunde, 11, 121-134.
- 1973: Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station "Hoher Nebelkogel" (3184 m).- Ökosystemforschung (H. Ellenberg), 203-223.
- MÜLLER, Th. und OBERDORFER, E. 1974: Die potentielle natürliche Vegetation von Baden-Württemberg.- Das Land Baden-Württemberg, I, 73-94.
- MÜLLER, H. et WEGMÜLLER, S. 1982: Satureja grandiflora (L.) Scheele im Simmental: Vorposten oder Relikt.- Mitt. Naturforsch. Ges. in Bern, 39, 131-149.
- NEGRE, R. 1950: Contribution à l'étude phytosociologique de l'Oisans: la haute vallée du Vénéon (Massif Meige-Ecrins-Pelvoux).- Phytol., 2, 23-50.
- 1969: Le Gentiano-Caricetum curvulae dans la région luchonaise (Pyrénées centrales).- Vegetatio, XVIII, 167-202.
- 1972: La végétation du bassin de l'One (Py rénées centrales). Quatrième note: les forêts.- Veröff. des geobot. Inst. Rübel, 49, 3-125.
- 1974: Nouvelle contribution à l'étude des Gispetières pyrénéennes.- Bol. Soc. Brot., 2è série, XLVIII, 209-251.
- 1977: Vue d'ensemble sur les pelouses à Festuca eskia et à F. paniculata en Pyrénées.- Doc. Phytosoc., I, 189-194.
- NEGRE, R. et SERVE, L. 1979: Prospection dans les groupements à Festuca eskia en Pyrénées orientales.- Doc. phytosociol., IV, 731-756.
- NEUHÄUSL, R., 1981: Entwurf der syntaxonomischen Gliederung mitteleuropäischer Eichen-Hainbuchenwälder.- Ber. Int. Symp. der Int. Ver. f. Vegetationskunde, Syntaxonomie, 533-546.
- NEUWINGER, I. 1970: Böden der subalpinen und alpinen Stufen in den Tiroler Alpen.- Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Gesells. f. Vegetationskunde, 11, 135-150.
- NEUWINGER, I. et CZELL, A. 1961: Böden in den Tiroler Zentralpen.- Mitteil. d. forst. Bundes-Vers. Maria-brunn, 59, 371-410.
- NIEMANN, E. 1964: Beiträge zur Vegetations- und Standortsgographie in einem Querschnitt über den mittleren Thüringer Wald.- Archiv. f. Naturschutz u. Landschaftsforschung, 4, Berlin.
- NIKLKELD, H. 1973: Natürliche Vegetation, in Atlas der Donauländer.- Carte en couleurs à 1/2 000 000.
- OBERDORFER, E. 1964: Der insubrische Vegetationskomplex, seine Struktur und Abgrenzung gegen die submediterrane Vegetation in Oberitalien und in der Südschweiz.- Beitr. naturk. Forsch. SW - Deutsch., XXIII, 141-187.
- 1967: Beitrag zur Kenntnis der Vegetation des Nordappennins.- Beitr. Naturk. Forsch. SW Deutsch., XXVI, 83-139.
- 1971: Die Pflanzenwelt des Wutachgebietes.- In "Die Wutach", Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württ., 6, 261-321.
- 1979: Vegetation des Schwarzwaldes.- Mitteilgn. dtsh. Bodenkundl. Gesellsch. 28, 41-53.
- 1982: Erläuterungen zur Vegetationskundlichen Karte Feldberg 1/25 000.- Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.- Württ., 27, 3-86.
- ORSINO, F. 1972: Rhododendron ferrugineum nelle Alpi liguri orientali.- Giorn. Bot. Ital. 106.
- ORSOMANDO, E. 1972: Nuova stazione di abete bianco (Abies alba Mill.) sui Monti della Laga nelle Marche.- Archiv. bot. e biogeogr. ital., XLVIII, 124-130.
- OSWALD, H. 1963: Verteilung und Zuwachs der Zirbe (Pinus cembra L.) der subalpinen Stufe an einem zentralalpinen Standort.- Mitteil. d. forstl. Bundesversuchsanst. Maria-brunn, 60, 437-499.
- OZENDA, P. 1954: La température, facteur de répartition de la végétation en montagne.- Ann. Biol., 31, 295-312.
- 1954: Observations sur la végétation d'une région semi-aride: les Hauts-Plateaux du Sud algérois.- Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du N., 45, 189-224.
- 1954: Les groupements végétaux de moyenne montagne dans les Alpes maritimes et ligures.- Doc. Carte prod. végét., série Alpes, 1, 1-40.
- 1961: La détermination de la zone montagnaise à l'aide des limites altitudinales de végétation.- Bull. Fédér. fr. Economie montagnarde, nouv. sér., 11, 49-57.
- 1962: Carte de la Végétation de la France, feuille n°68, NICE.- CNRS, Toulouse.
- 1963: Principes et objectifs d'une cartographie de la végétation des Alpes à moyenne échelle.- Doc. Carte Vég. Alpes, I, 5-18.
- 1966: Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud.- Doc. Carte Végét. Alpes, IV, 198 p.

- 1970: Carte de la Végétation de la France au 1/200 000, feuille n°67, DIGNE. CNRS, Toulouse.
- 1970: L'originalité phytogéographique des Alpes occidentales.- Veröff. d. geobot. Inst. Rübel, Zurich, 43, 3-15.
- 1970: Sur une extension de la notion de zone et d'étage subméditerranéens.- C.R. Soc. Biogéogr., n°415, 92-103.
- 1974: Les impacts de l'intervention de l'homme sur la flore et la végétation des Alpes.- Symp. Intern. sur l'Avenir des Alpes, UICN, Trente, 28-38.
- 1975: Sur les étages de végétation dans les montagnes du Bassin Méditerranéen.- Doc. Cart. Ecol., XVI, 1-32.
- 1976: Les grandes lignes de la Végétation du Caucase, vues par un biogéographe alpin.- Congr. Intern. Géogr. Moscou, 12, 143-145.
- 1978: Les écosystèmes de montagne: leur intérêt spécifique, leur fragilité. Impact humain et problèmes de conservation.- C.R. Acad. Agricult.
- 1978: La cartographie écologique.- Courrier du CNRS, 24, 2-10.
- 1979: Les relations biogéographiques des Alpes avec les chaînes calcaires périphériques (Jura, Apennin, Dinarides).- Biogeographica, 16, 19-33.
- 1979: Sur la correspondance entre les Hêtraies medioeuropéennes et les Hêtraies atlantiques et subméditerranéennes.- Documents phytosociologiques, IV, 767-782.
- 1981: Végétation des Alpes sud-occidentales. Centre Nat. Rech. Scient., Paris, 258 p.
- 1982: La cartographie de la végétation des Alpes, centre de gravité d'une étude phytogéographique des montagnes européennes.- Angew. Pflanzensoz., 26, 113-133.
- 1982: Les végétaux dans la Biosphère - Doin, Paris, 431 p.
- OZENDA, P. et LANDOLT, E. 1970: Zur vegetation und Flora der Westalpen - Veröff. der geobot. Inst. Rübel in Zurich, 43, 203 p.
- OZENDA, P., PAUTOU, G., FOURCY, A., GARREC, J.P., GILOT, B. 1979: Quelques problèmes relatifs à l'interface urbain-rural dans les grandes vallées alpines.- Coll. CNRS Ecologie et Développement, Paris, 319-326.
- OZENDA, P., REPITON, J., RICHARD, L. et TONNEL, A. 1964: Feuille de Domène 1/50 000.- Doc. Carte Vég. Alpes, II, 69-118.
- OZENDA, P., TONNEL, A. et VIGNY, F. 1968: Feuille de Vizille 1/50 000.- Doc. Carte Vég. Alpes, VI, 71-87.
- OZENDA, P. et WAGNER, H. 1975: Les séries de végétation de la chaîne alpine et leurs équivalences dans les autres systèmes phytogéographiques.- Doc. Cart. Ecol., XVI, 49-74.
- OZENDA, P. et al. 1979: Carte de la végétation de l'Europe à 1/3 000 000.- Conseil de l'Europe, Strasbourg, 100 p.
- PACKER, J.G. 1974: Differentiation and dispersal in alpine floras.- Arctic and Alpine Research, 6, 117-128.
- PAUTOU, G. et al. 1978: Carte de la végétation de la France à 1/200 000, feuille n°54, GRENOBLE.- CNRS, Toulouse.
- PAWLOWSKI, B. 1965: Der Endemismus in der Flora der Alpen, der Karpaten und der balkanischen Gebirge im Verhältnis zu den Pflanzengesellschaften.- Mitt. ostalp.-din. pflanzensoz. Arbeitsgem., 9, 167-178.
- 1970: Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates.- Vegetatio, 21, 181-243.
- PECHLANER, R. 1968: Beschleunigte Eutrophierung im Pipurger See, Tirol.- Ber. nat. med. Ver. Innsbruck, 56, 143-161.
- PEDROTTI, F. 1969: Einführung in die Vegetation des Zentralalpennins.- Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Pflanzensoz. Arbeitsgem., 9, 21-57.
- 1980: Guido all'escursione della Società Botanica Italiana in Val d'Addige, e nel Parco Nazionale dello Stelvio.- Univ. Camerino, 63 p.
- 1982: Carta della Vegetazione del foglio Acquasanta 1/50 000.- Cons. Naz. Ric., AQ/1/88, 27 p.
- PEDROTTI, F., ORSOMANDO, E., CORTINI PEDROTTI, C. 1974: Carta della vegetazione del Parco Nazionale dello Stelvio 1/50 000.- Ediz. Amministr. Parco Naz. Stelvio, Bormio, 87 p.
- PETERMANN, R. et SEIBERT, P. 1979: Die Pflanzengesellschaften des Nationalparks Bayerischer Wald. Bay. Staatsmin. Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, 142 p., carte 1/25 000.
- PIGNATTI, S. et al. 1982: Flora d'Italia. Edagricole, Bologna, 3 vol.
- PITSCHMANN, H. et al. 1970: Waldforschung und Vegetationsgrenzen im Hochgebirge.- Mitteil. d. ostalpin-dinar. Ges. für Vegetationskunde, 11, 276 p.
- PITSCHMANN, H. und REISIGL, H. 1954: Zur nivalen Moosflora der Ötztaler Alpen (Tirol).- Rev. Bryol. et Lichénol., 23, 123-131.
- 1954: Beiträge zur nivalen Flechtenflora der Ötztaler und Ortleralpen.- Rev. Bryol. et Lichén., 24, 138-143.
- PITSCHMANN, H., REISIGL, H. et SCHIECHTL, H. 1959: Bilder-Flora der Südalpen. Fischer, Stuttgart, 278 p.
- PLESNIK, P. 1970: Grundbesonderheiten der oberen Waldgrenze und der Vegetationsstufen in den Westkarpaten und im französischen Teil der Alpen und der Pyrenäen.- Argumenta Geographica, 12, 104-124.
- PLESNIK, P. 1971: Horna hranica lesa vo vysokých a v belanských Tatrách (Die obere Waldgrenze in den Hohen und Belauer Tatra).- Acad. Sc. Slovaque, Bratislava, 238 p.; résumé allemand 203-238.
- POTTIER-ALAPETITE, G. 1943: Recherches phytosociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne.- Stat. Int. Géobot. Médit. et Alp. Montpellier, 80, 333 p.
- PRATI, F. 1971: Vegetationskarte des Berg- und Hügellandes von Weiz (Steiermark).- Doc. Carte Vég. Alpes, IX, 133-145.
- PUIG, J.P. 1982: Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne: contribution à l'étude de la régénération en forêt d'Osséja.- Thèse, Toulouse, 188 p.
- PUMPEL, B. 1977: Bestandstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet.- Veröff. d. österr. MaB-Hochgebirgsprogramms, 1, 83-101.
- QUANTIN, A. 1935: L'évolution de la végétation à l'étage de la Chênaie dans le Jura méridional.- Univ. Paris, Thèse, 377 p.
- QUEZEL, P. 1950: Les groupements rupicoles calcicoles dans les Alpes-Maritimes. Leur signification biogéographique.- Bull. Soc. Bot. Fr., 97, 181-192.
- QUEZEL, P. et RIOUX, J.A. 1954: L'étage subalpin dans le Cantal (Massif Central de France).- Vegetatio, IV, 345-378.
- RAJSKA-JASIEWICZOWA, M. 1972: Remarks on the Late-glacial and Holocene History of Vegetation in the Eastern Part of Polish Carpathians.- Ber. Deutsch. Bot. Ges., 85, 101-112.
- REHDER, H. 1971: Zum Stickstoffhaushalt alpiner Rangesellschaften.- Ber. d. Deutsch. Bot., 84, 759-767.
- REISIGL, H. 1964: Von der Pflanzenwelt des Monte Baldo.- Ver. z. Schutze d. Alpenpfl. und Tiere, 29, 1-13.
- REISIGL, H. und PITSCHMANN, H. 1958.- Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der zentralen Ötztaler Alpen (Tirol).- Vegetatio, VIII, 93-128.
- REY, P. 1960: Essai de cinétique biogéographique.- Thèse, Toulouse, 399 p.

- RICHARD, J.-L. 1961: Les forêts acidophiles du Jura.- Comm. phytogéogr. Soc. Helv. Sc. Nat., 38, 164 p.
- 1962: Comparaison entre la Chartreuse et le Jura.- Ann. Ecole Nat. E. et F., XIX, 374-377.
- 1965: Extraits de la Carte phytosociologique des forêts du canton de Neuchâtel.- Comm. Phytogéogr. Soc. Helv. Sc. Nat., 47, 48 p.
- 1966: Les forêts naturelles d'Épicéas et de Pins de Montagne du Jura.- Bull. Soc. Neuchât. Sc. Nat., 99, 101-112.
- 1968: Quelques groupements végétaux à la limite supérieure de la forêt dans les hautes chaînes du Jura.- Vegetatio, XVI, 205-219.
- 1972: La végétation des crêtes rocheuses du Jura.- Ber. d. Schweizer. Bot. Gesellschaft, 82, 67-102.
- 1973: Dynamique de la végétation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alpes suisses).- Ber. Schweiz. Bot. Ges., 83, 159-174.
- RICHARD, L. 1967: L'aire de répartition de l'Aune vert (*Alnus viridis* Chaix).-Doc. Carte Vég. Alpes, V, 81-113.
- 1968: Ecologie de l'Aune vert.- Doc. Carte Vég. Alpes, VI, 107-158.
- 1969: Une interprétation éco-physiologique de la répartition de l'Aune vert.- Doc. Carte Vég. Alpes, VII, 7-23.
- 1970: Les séries de végétation dans la partie externe des Alpes nord-occidentales.- Veröffentl. d. Geobot. ETH Rübel, Zürich, 43, 65-103.
- 1971: Feuille de Montmélian 1/50 000.- Doc. Carte Vég. Alpes, IX, 9-78.
- 1983: Les Mégaphorbiaies.- C.R. 108^e Congrès Nat. Soc. Sav., fasc.II, 75-85.
- RICHARD, L. et PAUTOU, G. 1983: Végétation des Alpes du Nord et du Jura méridional. Notice détaillée des feuilles GRENOBLE et ANNECY.- Editions du CNRS, Paris, 315 p.
- RIVAS-MARTINEZ, S. 1968: Estudio fitosociológico de los bosques y matorrales pirenaicos del piso subalpino.- Publ. Inst. Biol. Appl., XLIV, 5-44.
- 1969: La végétation de la alta montana española.- Publ. Univ. Sevilla (Ve. Simposio Flora Europaea), 53-60.
- 1974: Los pastizales de Festucion supinae y Festucion eskiae (*Juncetum trifidum*) en el Pirineo central.- Collect. Bot., IX, 5-23.
- 1969: Las comunidades de los ventisqueros (*Salicetum herbaceae*) del Pirineo central.- Vegetatio, XVII, 232-250.
- ROTH, C. 1979: Soziologisch-ökologische Untersuchungen im Grenzbereich *Fagus sylvatica* L./*Pinus silvestris* L. in der nördlichen Schweiz.- Veröffentl. des Geobot. Inst. Rübel, Zürich, 66, 1-79.
- RUBEL, E. 1930: Pflanzengesellschaften der Erde.- Huber, Bern, 464 p.
- SANDOZ, H. et BARBERO, M. 1974: Les Fruticées à *Rhododendron ferrugineum* et *Juniperus nana* et les *Mélèzes* des Alpes-Maritimes et ligures.- Biol. et Ecol. médit., I.
- SAPPA, F. 1955: Carta della vegetazione forestale della Länghe.- Allionia, 2, 269-292.
- SAPPA, Fr. et CHARRIER, G. 1950: Saggio sulla vegetazione della Val Sangone (Alpi Cozie).-Nuovo Giorn. Bot. Italiano, LVI, 106-187.
- SCHARFETTER, R. 1938: Das Pflanzenleben der Ostalpen. Fr. Denticke, Wien, 419 p.
- SCHIECHTL, H. 1971: Karte der potentiellen und aktuellen Vegetation der Kitzbüheler Alpen, 1/100 000. Kitzbühel Atlas.
- SCHIECHTL, H.M. et al. 1967-1984: Karte der aktuellen Vegetation von Tirol 1/100 000. Neun Blätter erschienen.- Doc. Carte Vég. Alpes, VIII, 7-34 et IX, 109-132; Doc. Cart. Ecol., XI, 33-48; XIV, 17-32; XV, 59-72; XVII, 73-84; XXIII, 47-68; XXV, 67-88; XXVI, 29-48.
- SCHIECHTL, H. und STERN, R. 1983: Die aktuelle Vegetation der Hohen Tauern. Vegetationskarten 1/25 000 Matriel und Grossglockner.- Veröff. Osterr. Maß-Programms, Innsbruck, VII, 33-60.
- SCHIMPER, A. et FABER, F.C. 1935: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.- Iéna, 3^e éd.
- SCHMID, E. 1939 à 1950: Carte de la Végétation de la Suisse au 1/200 000.- Berne, Kümmerly et Frey, 4 feuilles.
- SCHÖNFELDER, P. 1968: Adalpin-dealpin, ein historisch-chorologisches Begriffspaar.- Mitt. florist.-soziolog. Arbeitsgem., 13, 5-9.
- 1970: Die Blaugras-Horstseggenhalde und ihre arealgeographische Gliederung in den Ostalpen.- Ver. z. Schutze d. Alpenfl. und Tiere, 35, 10 p.
- SCHRÖTER, C. 1908: Das Pflanzenleben der Alpen.- Raststein, Zürich, 806 p.- 2^e éd., 1926, 1288 p.
- SCHUTZ, M. et URBANSKA, K.M. 1984: Germinating behavior and growth potential in *Taraxacum alpinum* (2n = 32) from the Swiss Alps.-Veröff.Geobot. Inst. ETH Rübel in Zürich, 51, 118-131.
- SCHWEINGRUBER, F.H. 1972: Die subalpinen Zwergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare (Schweizerische nordwestliche Randalpen).- Inst. suisse de Rech. forest., 48, 197-504.
- 1973: Föhrenwälder im Berner Oberland und am Vierwaldstättersee.- Ber. Schweiz. Bot. Ges., 83, 175-204.
- SEIBERT, J. 1958: Die Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet "Pupplinger Au".- Bayer. Landelsstelle für Gewässerkunde, 1, 79 p.
- , P. 1968: Übersichtskarte der natürlichen Vegetationsgebiete von Bayern 1/500 000 mit Erläuterungen.- Bundesanstalt f. Vegetationskunde, Naturschutz u. Landschaftspflege, 3, 84 p.
- SILLINGER, P. 1933: Monographical study of the vegetation of the Nizke Tatry (Lox-Tatra-Mountains) in Czechoslovakia.- Prague, Res. Board for Slovakia and Ruthenia of the Slav. Inst., 6, 339.
- SOMSON, P. 1984: Structure des organes hypogés de quelques espèces lithophiles pyrénéennes en relation avec la dynamique des pierriers.- Ber. Geobot. Inst. ETH, 51, 78-117.
- STANIOUKOVITCH, K.V. 1973: La végétation des Montagnes de l'U.R.S.S. (en russe). Duchambe, 416 p.
- SUGAR, I. 1970: Das Vegetationsprofil des Ucker Gebirges.-Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Gesellschaft. f. Vegetationskunde, 11, 213-218.
- SUKACHEV, V.N. 1958: Studies on the flora and vegetation of High-Mountain areas.- Israel Progr. scient. transl., Jerus., 293 p.
- SUTTER, R. et BETTSCHART, A. 1982: Zur Flora und Vegetation der Karstlandschaft des Muotatales (Schweiz)- Ber. der Schweizerischen Naturforsch. Ges., 8 Heft, 13-80.
- SZAIFER, W. 1966: The vegetation of Poland.-Oxford, Pergamon Press, 738 p.
- TEPPNER, H. 1969: *Anthoxanthum alpinum* und seine Verbreitung in der Steiermark.-Phyton, 13, 305-312.
- THIELE, K. 1978: Vegetationskundliche und pflanzenökologische Untersuchungen im Wimbachgries.- Naturschutzgebieten Bayerns, 1, 74 p.
- THORN, K. 1957: Prealpin-Adalpin, Wandlungen eines Arbeitsbegriffes.- Mitt. Flor. Soz. Arbeitsgem., N.F. 6-7, Stolzenau.
- TIMBAL, J. 1978: Notice détaillée des deux feuilles lorraines 18-Metz et 27-Nancy.- Editions du CNRS, Paris, 118 p.
- TOLMATSCHEW, A. 1971: Über einige quantitative Wechselbeziehungen der Floren der Erde.- Feddes Repertorium, 82, 343-356.
- TOMASELLI, R. 1949: Contributions à l'étude de la végétation des Monts du Vaucluse. 1^{ère} note: la Hétraie de Lagarde.- Bull. Soc. Bot. Fr., 96.

- 1970: Carta della Vegetazione naturale potenziale. Minist. Agric. et For., Rome, 1 carte couleurs au 1/1 000 000 et notice de 64 p.
- 1979: La vegetazione forestale d'Italia.- Minist. Agric. e Foreste, Collana verde, 33, 25-60.
- TONNEL, A. et OZENDA, P. 1964: Séries de végétation de la moitié sud du département de l'Isère.- Doc. Carte Vég. Alpes, 2, 9-35.
- TRANQUILINI, W. 1979: Physiological Ecology of the Alpine Timberline. Tree Existence in high Altitudes with special reference to the European Alps.- Ecological Studies, 31, Springer, Berlin, 137 p.
- TREPP, W. 1968: Die Pflanzengesellschaften im schweizerischen Nationalpark.- Ergebn. d. wissensch. Unters. im Schweiz. Nationalpark, XI, 19-42.
- TRINAJSTIC, I. 1970: Höhengürtel der Vegetation und die Vegetationsprofile im Velebit-Gebirge.- Mitteil. d. Ostalpin-dinarischen Gesells. f. Vegetationskunde, 11, 219-224.
- TSCHAGER, A., HILSCHER, H., FRANZ, S., KULL, U. und LARCHER, W. 1982: Jahreszeitliche Dynamik der Fettspeicherung von *Loiseleuria procumbens* und anderen Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide. *Oecol. Plant.*, 3, 119-134.
- TSCHERMAK, L. 1935: Die natürliche Verbreitung der Lärche in den Ostalpen.- Mitt. forstl. Versuchsw. Österr., 43, 361 p.
- 1950: Waldbau auf pflanzengeographisch-ökologischer Grundlage.- Springer, Wien.
- VACCARI, L. 1901: Flora cacuminale della Valle d'Aosta.- *Nuovo giorn. bot. ital.*, VIII.
- VALK, E.J. de, 1983: Late holocen and present Vegetation of the Kastelberg (Vosges, France).- Thèse, Utrecht, 294 p.
- VANDEN BERGHEM, C. 1968: Les forêts de la Haute Soule (Basses-Pyrénées).- *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 102, 107-132.
- 1969: La végétation méditerranéenne-montagnarde en Haute-Soule (Pyrénées occidentales, France).- *Mitt. florist.-soziol. Arbeitsgem.*, Heft. 14, 299-308.
- VERGER, J.P. 1979: Origine des sols sur prasinites et serpentinites sous végétation pionnière en climat alpin (Val d'Aoste).- *Doc.Cart.Ecol.*, XXI, 127-138.
- 1983: Contribution à la connaissance d'un groupement alpin climatique original sur serpentinites: le *Caricetum fimbriatae*. *Phytosociologie et Pédologie*.- *C.R. Acad. Sc.*, 296, 775-779.
- VERI, L. et TAMMARO, F., 1980: Aspetti vegetazionali del Monte Sirente (Appennino Abruzzese).- *Cons. Naz. Ric.*, 49/1/83, 22 p., carte à 1/25 000.
- VEYRET, P. 1972: Le Climat des Alpes, in *Guide du Naturaliste dans les Alpes*.- Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 89-111.
- VEYRET, P. et G. 1979: Atlas et Géographie des Alpes françaises.- Flammarion, Paris, 316 p.
- VIDA, G. 1963: Die zonalen Buchenwälder des ost-karpatischen Florenbezirkes (Transsilvanicum) auf Grund von Untersuchungen im Paring-Gebirge.- *Acta Bot. Acad. Sc. Hung.* IX, 177-196.
- VIDAL, L. et OFFNER, J. 1905: Les colonies de plantes méridionales des environs de Grenoble.- *Allier, Grenoble*, 61 p.
- VILLAR, L. 1982: La vegetation del Pireneo occidental. Estudio de geobotanica ecologica.- *Principe de Viana*, 2, suppl., 263-433.
- WAGNER, H. 1965: Ost-und Westalpen, ein pflanzengeographischer Vergleich.- *Angewandte Pflanzensoziologie*, XVIII-XIX, 265-278.
- 1965: Die Pflanzendecke der Komperdellalm in Tirol.- *Doc. Carte Vég. Alpes*, IV, 7-59.
- 1970: Zur Abgrenzung der subalpinen gegen die alpine Stufe.- *Mitt. ostalp.-din. Ges. f. Vegetkde*, 11, 225-234.
- 1971: Natürliche Vegetation, in *Österreich-Atlas*, IV/3. (Carte de la vég. potentielle d'Autriche et des régions voisines au 1/1 000 000).
- 1979: Das Virgental/Osttirol, eine bisher zu wenig beachtete inneralpine Trockeninsel.- *Phytocoenologia*, 6, 303-316.
- 1985: Die Pflanzendecke Österreichs. Erläuterungen zur Vegetationskarte 1/1 000 000 im Österreich-Atlas. (sous presse).
- WALTER, H. 1951.- *Grundlagen der Pflanzenverbreitung*, III-1: Standortlehre-Ulmer, Stuttgart, 566 p.
- 1968: *Vegetation der Erde*, vol.II.- Iena, Fischer, 1001 p.
- WALTER, H. et LIETH, 1960: Klimadiagramme-Weltatlas. Fischer, Iena.
- WALTER, H. et STRAKA, H. 1970: Arealkunde.-Einführung in die Phytologie, III/2.- Ulmer, Stuttgart, 478 p.
- WEGMÜLLER, S. 1966: Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des Südwestlichen Jura.- *Beitr.z.geobot. Landesaufnahme d.Schweiz.*, 48, 143 p.
- 1977: Pollenanalytische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné).- Paul Haupt, Bern, 185 p.
- WELTEN, M. et SUTTER, R. 1982: Atlas de distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse. Birkhäuser, Bâle, 2 vol.
- WELTER, A. 1979: Etude d'un complexe polyploïde: *Semprevivum arachnoideum* L. dans la flore orophile d'Europe centrale et méridionale.- *C.R. Acad. Sc. Paris*, 288D, 387-390.
- WENDELBERGER, G. 1979: Das Waldreservat "Les Folatères" ober Fully (Wallis). Eine pflanzensoziologische Studie.- *Veröff. Geobot. Inst. d. ETH Stiftung Rübel*, 46, 117-144.
- WIDMANN, M. 1951: Discussion sur les migrations du *Genévrier thurifère*.- *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 98 (10), 127-129.
- WIKUS, E. 1960: Die Vegetation der Lienzer Dolomiten (Osttirol).- *Arch. Bot. et Biogeogr. ital.*, XXXIV-XXXVII, 189 p.
- WOILLARD, G. 1978: Grande Pile Peat Bog: A Continuous Pollen Record for the Last 140 000 Years.- *Quaternary Research*, 9, 21 p.
- WOJTEWSKI, T. 1978: Guide to the Polish International Excursion, Univers.-Poznan, série biol., 11, 400 p.
- WRABER, 1970: Das submediterranean-illyrische Element in der mitteleuropäische Laubwaldvegetation Sloweniens.- *Feddes Repert.*, 81, 279-287.
- ZIMMERMANN, A. 1972: Pflanzenareale am niederösterreichischen Alpenostrand und ihre Florengeschichtliche Deutung.- *Dissertationes Botanicae*, 18, 176 p.
- 1976: Ein tiefgelegenes Vorkommen subalpin-alpiner Pflanzensippen im Wildbachgraben der Koralpe (Steiermark).- *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark*, 101, 201-208.
- ZOLLITSCH, B. 1966: Soziologische und ökologische Untersuchungen auf Kalkschiefen in hochalpinen Gebieten.- I, *Ber. d. Bayer. Bot., ges.*, XL, 38 p. -II, id., XL, 59 p.
- ZUKRIGL, K. 1973: Montane und subalpine Waldgesellschaften im Alpenostrandgebiet unter mitteleuropäischer, pannonischer und illyrischen Einfluss.- Thèse, Wien.
- ZUPANCIC, M. 1969: Vergleich der Bergahorn-Buchengesellschaften (Aceri-Fagetum) im alpinen und dinarischen Raume.- *Mitteil. d. ostalpin-dinarischen Pflanzensoz. Arbeitsgem.*, 9, 119-131.

INDEX ALPHABÉTIQUE

A

Aires de répartition 37, 38*, 39*, 40*, 41*
— de l'Épicéa 81*, des endémiques 59* à 63*,
du Genévrier thurifère 153*, du Hêtre 169*,
du Mélèze 38*, de l'Ostrya 155*, du Pin
Cembro 225*, du Pin subalpin 83*, du Pin
noir 160*, des Rhododendrons 39*, des
Saules 57*

Alpes internes 30*

Alpin (étage) 65*, 232 à 265 ; des Pyrénées
297 à 299

Alpino-nordiques (Espèces) 46

Altiméditerranéenne (série subalpine) 220,
222*, 223

Altitude (Effet sur le climat) 8, 9*, 10*, 11*,
12

Altitude (Écologie des végétaux d') 237-243

Angle de continentalité 25*, 87, 89*

Antéglaciaire (Phase — dans les Alpes)
42, 43*, 44*, 45*, 46*,

Apennin 269, 270*, 271*, 272

Aquatiques (Groupements alpins) 254, 255,
256

Arctico-alpines (Espèces) 49, 50*, 57*

Arcto-tertiaire 42, 43*

Auenwälder 166

Aune vert 209, 210*, 211*

Axe intra-alpin 20*, 33, 94, 95, 158, 159, 183
à 196, 219

Axe intra-pyrénéen 302, 303*

B

Briançonnais 187

C

Calcicoles (Espèces) 40

Calcicoles (Pelouses alpines) 256 à 261,
257*, 258*

Calcifuges (Espèces) 40

Catenas 28*

Cembraie 83, 84, 224 à 231

Centrales (Alpes) 99*, 100, 225 à 228

Chênaies acidophiles 163, 164, 165

Chênaies à Charme 162, 163*

Chênaies pubescentes 145*

Chênaies thermophiles 148

Climat des Alpes 8-29, 184*, 185

Climax 72, 77, 198, 246, 247

Collinéen (Étage) 78*, 79, 128, 129*, 138 à
166, 291, 292, 303, 304

Combes à neige 254, 255*

Continentalité (Indice de) 24, 25*, 26*, 27*

Coupe des Alpes orientales 91 à 96, 92*, 95*

Coupures floristiques 41

Cryoplancton 236

Cycle végétatif 14*, 242

D

Déalpines (Espèces) 54

Dinarides 271*, 272, 273*, 274*, 275*

Dynamisme 71 à 75, 73*, 139, 141*, 148,
193, 203 à 207

E

Éboulis 88, 142, 193, 196, 217*, 251, 252*,
253*, 254

Écophysiologie de la limite des arbres 200,
201, 202*, 203*

Écotypes 243

Endémisme alpin 59, 60*, 61*, 62*, 63*

Endémisme carpatique 308, 309

Endémisme pyrénéen 296*, 297

Érosion 118*, 124

Espalier (Effet d') 22

Étage montagnard interne 183 à 196

* pages correspondant à des illustrations.

Étagement des sols 30*, 31
Étages de végétation 12 à 14, 66 à 71*, 199*,
204, 205, 206*, 270*, 297 à 304
Évaluation numérique de l'endémisme alpin
59 ; de l'endémisme carpatique 308, 309 ; de
l'endémisme pyrénéen 296, 297
Évaluation numérique de la flore alpine 34,
35* ; de la flore nivale 235, 236 ; de la flore
pyrénéenne 296
Évaluation numérique de la population des
Alpes 111, 112, 113*
Exposition (effet de l') 16, 17*, 206*, 232*,
245*

F

Flore ligneuse des Alpes 36, 37
Forêt Noire 277, 278*, 280, 281*, 282
Fruticées subalpines 209 à 212

G

Gardésan (sous-secteur) 179, 270
Gel 15*, 16
Géologie des Alpes 5, 6*, 7
Géologie des Carpates 307*
Géologie des Pyrénées 295*
Géologie du Massif Central français 282*
Glaciaire 47, 48*, 49, 50*
Gorge (Forêts de) 181
Gradient climatique altitudinal 8 à 16, 31

H

Haute-Durance 150*, 151
Haute-Provence 103, 104, 177
Hercynien (Arc) 276 à 292, 277*
Hêtraies 79, 169*, 170 à 183, 186*, 279,
235*
Hêtraies acidophiles 172
Hêtraies calcicoles 171, 172
Hêtraies eutrophes 172 à 175
Hêtraies mésohygrophiles 177, 178*
Hêtraies-Sapinières 173*, 174*, 175*

I

Illyrique (Étage supraméditerranéen) 153
Illyrique (Ostryaie) 154
Illyrique (Sous-secteur) 180
Insubrien (Secteur) 164, 178, 269

Inversion de température 12*, 17, 18*
Interglaciaires (Phases) 46
Interstades 46
Isothermes 19*

J

Jura 266, 267*, 268*, 269

L

Landines 212
Larici-Cembretum 226, 227*
Ligures (Alpes) 104*, 105, 106, 155, 157,
179*
Limite des arbres 198 à 203

M

Maritimes (Alpes) 104*, 105, 106, 155, 157,
179*
Massif Central français 286, 287*, 288, 289*,
290 à 292
Maurienne 189
Méditerranéennes (Montagnes) 326*, 327*,
328
Méditerranéens (Étages) 77, 129 à 138
Mégaphorbiaies 208
Mélézeins 83, 84*, 224 à 231
Mésoméditerranéen 132 à 138
Mésophiles (Pinèdes sylvestres) 189 à 192
Métabolisme (en haute altitude) 240*, 241*,
242
Microclimat 18
Micro-endémisme 60
Migration 45, 46*, 52*, 53
Mittelgebirge 277 à 283
Modèle alpin 317, 318
Moraines 205, 207*
Montagnard (Étage) 167 à 196, 285, 301,
302, 303*

N

Nival (Étage) 68*, 233, 234, 235, 236*, 237
Nivale (Couverture) 11, 12, 14*, 15
Nord-occidentales (Alpes) 101, 102*, 103,
151, 164
Nord-orientales (Préalpes) 93*, 94*, 152, 164,
175*, 190

O

Ombrothermiques (Aires) 89*
Orientales (Alpes) 7, 91 à 98, 157, 187, 225 à 228
Orographie des Alpes 4, 5*
Orographie des Carpates 306
Orographie des Pyrénées 294
Ostryaies 153 à 157

P

Paléobiogéographie des Alpes 41 à 53
Palynologie 51*, 52*
Paraclimax 72,
Parcs nationaux 125, 126*
Pastoralisme 116, 117
Pelouses alpines 256 à 265
Pente (effet de la) 17, 114
Péri-adriatique (Système) 275*
Pessières 81*, 82, 188, 189, 213 à 215
Peuplement humain des Alpes 110 à 113
Phénologie 14*, 15*
Photosynthèse 202*, 240*, 241*
Phytogéographiques (Systèmes) 75, 76, 77
Phytosociologie 76, 77, 247
Piémont 105, 164, 176
Pinèdes subalpines 82, 83*, 100*, 216, 217*, 218*, 219, 220, 221*
Pinèdes sylvestres 80, 81, 183, 186*, 189 à 196, 222*
Pionniers (Groupements) 249 à 256
Pollutions 122*, 123
Post-glaciaire 53*
Post-glaciaire (Repeuplement -) 51*, 52*, 53*
Potentielle (Végétation) 74
Préalpes nord-occidentales 101, 102*, 103, 266, 267*, 268*, 269
Préalpes nord-orientales 93, 94*, 216
Préalpes sud-orientales 95, 98, 175, 216, 272, 273, 274
Précipitations dans les Alpes 21*, 22*, 23* 24*, 25*
Préligne (Secteur) 105, 106*, 107*
Pression atmosphérique 8*, 9
Protection de la végétation 124 à 127, 126*
Pyrénées 294 à 306

R

Rankers 30
Rayonnement solaire 9*
Régime saisonnier (des précipitations) 23*, 24*
Répartition de l'endémisme 61, 62*, 63*
Réserves 125
Rhodoraies 210*, 211
Richesse aréale 34
Riss 46, 47*, 48*
Rupicoles (Groupements) 136, 137*, 138, 142, 237*, 249, 250
Rurale (Exploitation) 113 à 117, 119, 120, 121*

S

Sapinières 79, 187, 188, 215, 216
Schluchtwälder 181
Schwarzwald 280, 281*, 282
Semi-naturels (Groupements alpins) 265
Séries de végétation 71 à 75, 77, 85, 86*, 87*, 89*, 108*
Silicicoles (Pelouses alpines) 261, 262*, 263, 264*, 265
Sillon alpin 102*
Sites (classement) 125
Sols 10, 11*, 28*, 29*, 30*, 31*, 32, 119*, 124*, 126, 127, 199*, 245*, 246
Spéciation 54, 55*, 56*, 57*, 58*, 59
Sphaignes (Tourbières à) 181, 182*, 183
Styrie 175
Subalpin (Étage) 68*, 81 à 84, 197 à 231, 282, 285, 286, 290, 291, 299, 300, 301, Subclimax 72
Substitution (Forêts de) 85
Sudètes 277, 278*
Sud-occidentales (Alpes) 103, 104*, 105, 151, 168*, 190, 218, 228, 229*, 230
Sud-orientales (Alpes) 95 à 98, 158, 159
Supraforestier (Complexe) 243 à 265
Supraméditerranéen 79
— occidental 138 à 153
— oriental 153 à
Suprapannoniques (Chênaies) 159
Supraspécifique (Endémisme) 59, 62*
Sylviculture alpine 115*, 116

T

Tardiglaciaire 53*
Tatras 310 à 313
Températures 9, 10*, 11*, 12, 13, 17*, 18*, 53*
Terminaison orientale des Alpes 96*, 97*
Thallophytes (Étage des) 235, 236
Thermoméditerranéen 130, 131*, 132
Timberline 200 à 203
Topographique (Effet du modelé) 16, 17*, 18
Tourbières 181, 182*, 183
Tyrol (Climatologie) 185

V

Valais 100, 152
Val d'Aoste 101, 151, 152, 187
Végétation satellites 181, 279
Vicariance 58
Vosges 283, 284*, 285, 286

W, X, Z

Würm 46, 47*, 48*
Xérophiles (Pinèdes sylvestres) 194. 195
Zonage écologique des Alpes 32*, 33



ISBN 2-225-80510-5